

浸潤法を用いた水ストレス下の果樹葉気孔反応の測定 と灌水開始時期の簡易判定

山本隆儀*・田頭玲子**・田中宏明**・小平尚寿**

*山形大学名誉教授

**山形大学農学部生物生産学科農業生産学講座
(平成22年10月27日受理)

Simple Measurement of Leaf Stomatal Behavior under Water Deficit in Fruit Trees and their Irrigation Time Using an Infiltration Method

Takanori YAMAMOTO *, Reiko TAGASHIRA **,
Hiroaki TANAKA ** and Naotoshi KODAIRA **

* Professor Emeritus, Yamagata University, Tsuruoka, 997-8555, Japan

** Section of Agricultural Production, Department of Bioproduction, Faculty of Agriculture, Yamagata University,
Tsuruoka, 997-8555, Japan

(Received October 27, 2010)

Summary

For the purpose of easy judge by growers of water stress and irrigation time in fruit trees, an infiltration method using kerosene liquid only was examined for several deciduous fruit trees (five fruit tree species and nine cultivars). Close and quantitative relations were found between the stomatal pore areas measured by an image processing analysis method and the infiltration times. From the experiments using the detached leaves in which the infiltration time was compared under different air temperatures, a calibration method was devised to correct measurement errors which were brought about by differences in air temperature. Changes of water vapor diffusive resistances (RIs) and the corrected infiltration times were investigated on both the potted fruit trees and the detached leaves under water deficits. Approximate leaf water potential (ψ_l) in grapes, a persimmon, cherries, apples and pears, when the RI began to rise suddenly, was -1.2MPa , -1.4MPa , $-1.8 \sim -2\text{MPa}$, $-1.7 \sim -1.9\text{MPa}$ and $-2.1 \sim -2.5\text{MPa}$, respectively. Infiltration times as photosynthesis declines at various degrees were estimated from the relationships between ψ_l s, RIs and the corrected infiltration time in each cultivar, and proposed as indices of the irrigation commencing time. The amplification of the index was procured in a case of substituting liquid paraffin when the infiltration time using kerosene passed in the shortness.

Key words : deciduous fruit trees, infiltration method, irrigation time, leaf water potential, vapor diffusive resistance,

緒言

我が国における果樹の水管理は、現在、西南暖地に限定され、東北寒冷地の露地栽培ではほとんど実施されていない。しかし、果樹栽培環境に対する地球温暖化の影響予測（杉浦・横沢，2004）に基づけば、今後、東北地

方以北においても水管理が重要になるものと考えられる。果樹の水管理においては、灌水開始時期の判定が重要になる。灌水は、発芽、新梢生長、果実肥大を促進する時期に特に大切である（杉浦，2004）。灌水を要する土壌湿度および時期は、枝葉が萎凋し始めてから灌水したのでは多少手遅れであり、果樹の根群の分布している

土層が相当乾いていると思われる時には、早めに対策をたてる必要がある（小林，1975）。

作物の灌水開始時期の判定には、間断日数や各種気象情報、土壌水分、蒸発散量、植物体の水分、植物体の観察（目視）などが使われているが、いずれも長所短所がある。これらを入手するのに測定機器を必要とする場合が多く、果樹農家が個々に実施するのはなかなか難しい。最も入手し易い間断日数も、広い地域に当てはまる大雑把なもので、個々の圃地の状況（土壌、地下水位、樹種・品種、肥培管理などの違い）には対応しない。植物の水分不足を鋭敏に示すものとして気孔開度があり、その比較的簡単な測定方法として浸潤法がある。たとえば、Alvim・Havisの方法（1954）は、適度な粘性を有するある液体（あるいは2種以上の液体混合物）を葉面に滴下し、この液体が気孔から侵入して葉を浸潤するまでの時間の長短あるいは浸潤斑の形成程度や形の違いなどから気孔の開度を間接的に判断する方法である（第1図）。低廉、非破壊的、誰でも実行可能の特徴から、フィールド計測法として作物一般に用いられてきたが、短所として半定量的と言われている（Barrs, 1968）。

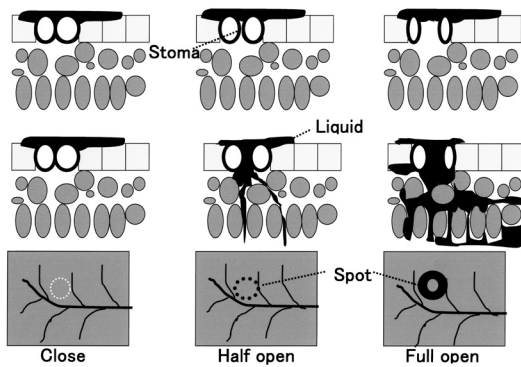


Fig.1 A schema of relation between stomatal aperture and infiltration of a liquid through mesophyll.

上記のことから、まず最初に、果樹葉で浸潤法の定量性を吟味する必要がある。さらに、果樹の灌水開始時期の判定手段として浸潤法測定値を活用するためには、浸潤法測定値と葉水ポテンシャル（以下、 ψ ）および水蒸気拡散抵抗（以下、Rl）の関係を個々の果樹を用いて調査する必要がある。

上記の観点から、本報では3年間にわたり数種落葉果樹を対象に以下の実験を行った。まず、別方法（画像処理解析法）で測定した気孔開度とほぼ同じ部位において

測定した浸潤法測定値の関係を検討した。次に、鉢植え樹および切葉の両者に種々の段階の水ストレスを与え、浸潤法測定値と ψ 並びにRlの関係を調査した。これらの実験結果をもとに、浸潤法測定値による灌水開始時期の判定方法を検討した。加えて、浸潤液の種類を変更する場合や測定時気温の影響を考慮したときの補正方法も検討した。

材料および方法

1. 単一液による浸潤法（簡易法）

ケロシン単一液を綿棒で採取し、気孔が存在する葉の裏面（果樹葉の場合）に付け、ストップウォッチを用いて浸潤斑境界部の約8割が浸潤するまでの時間（単位はs）を測定した（以下、浸潤時間）。液は付着部およびその周辺部の気孔から細胞間隙中の空気を追い出すことで浸潤する。しかし、片面気孔葉である果樹葉では、浸潤液が表面を被っているため付着部中心付近では空気が逃げにくく、その部分が浸潤するまでに相当時間を要する（第1図）。また、浸潤斑境界部に比較的大い葉脈が存在すると時間が経過しても境界部全てが浸潤しないことがある。このようなことから、本実験では境界部の約8割が浸潤するまでの時間を目安としたものである。

綿棒で採取したケロシンは蒸発しやすい。浸潤液を入れた瓶が別場所に置いてあると、液採取と葉面付着までの時間が長くなり、十分量のケロシンを付着できない。そこで、瓶とストップウォッチを板の上に固定し、瓶の蓋は外した状態で、左手でその板を握りながらストップウォッチも操作し、右手で綿棒を持つようにした。

2. 浸潤法と組み合わせた画像処理解析法による気孔開度の測定方法

1) 供試材料

山形大学農学部果樹生産学研究室実験果樹園内に栽植された24年生（2006年当時、以下同様）のリンゴ‘ふじ’（M26台）3樹、58年生のリンゴ‘スターキング・デリシャス’（マルバカイドウ台）1樹（以下、‘SD’）、セイヨウナシのいずれも27年生の‘ラ・フランス’（ヤマナシ台）3樹と‘バートレット’（ヤマナシ台）3樹、アウトウのいずれも16年生の‘佐藤錦’（アオバザクラ台）2樹と‘高砂’（アオバザクラ台）2樹（英名は‘Rockport Bigarreau’）、56年生カキ‘平核無’（共台）2樹およびいずれも11年生のブドウの‘巨峰’（テレキ台）2樹と‘オ

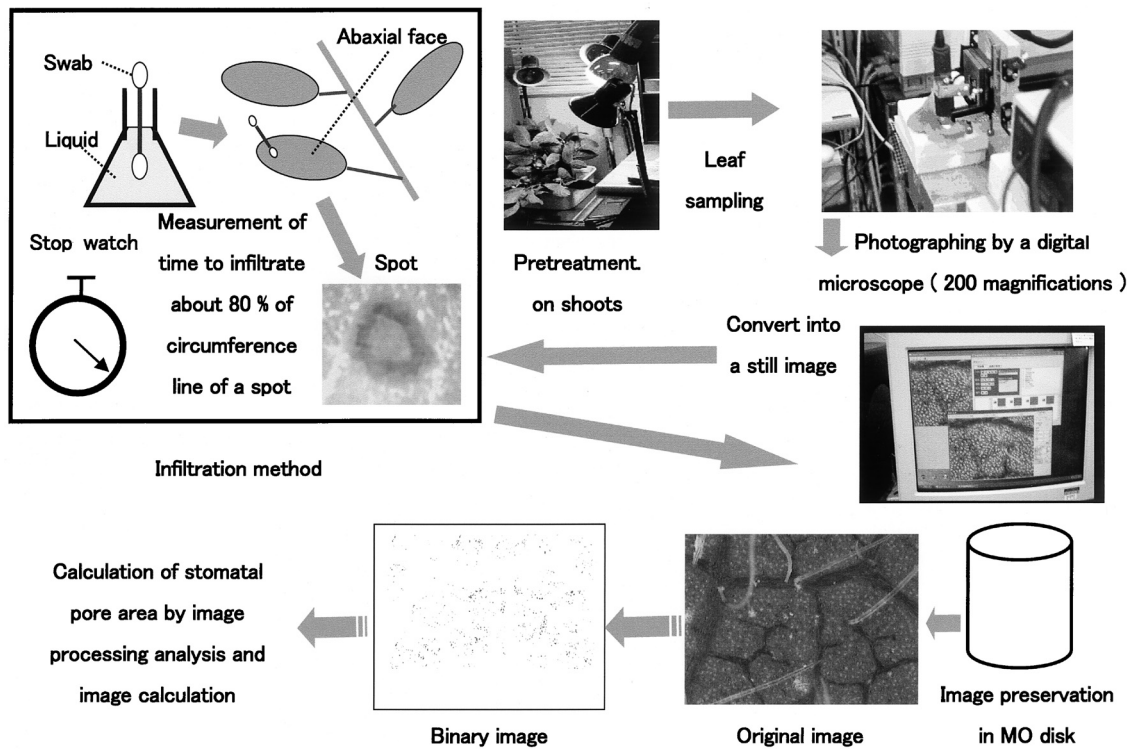


Fig.2 The outline of the experiment respect to pore area of stomata using the image processing analysis method and the infiltration method.

リンピア’（テレキ台）2 樹を用いた。初夏から初秋に相当する期間の、7 月 4 日から 7 月 13 日まで（7 月時）、7 月 31 日から 8 月 10 日まで（8 月時）、および 8 月 31 日から 9 月 8 日まで（9 月時）の 3 つの時期に分け（ただし、‘ふじ’の 7 月時測定は省略）、各品種から新梢 5、6 本を水切り採取し、成葉を選んで以下の実験に供した。各品種各時期、約 25 ～ 30 枚の葉を用いた。

2) 実験行程

水挿し状態で新梢に光を当てたり、または、暗くし、あるいは切葉の放置時間を変えながら、気孔がよく開いた状態から全く閉じた状態までの種々の段階を作り、供試葉それぞれについて以下の計測や写真撮影を行った（第 2 図）。葉の裏面の一部に、目印用として直径 2mm の円形シールを貼り、その数 mm 下部の表面をデジタルマイクروسコープ（キーエンス社製、VH-5910）を用いて 200 倍率で観察した。この場合、その検鏡部（CCD カメラ）を手製の縦横方向および奥行き方向の微動装置に取り付け、観察を容易にした（第 2 図）。画像処理解析ソフト（デジモ社製、Image Hyper 2）の画像取り込み機能によりパソコン画面上で表面を観察し、静止カラー画像に変換した。その直後（静止画像変換後数秒内）

に、上記目印を参考に観察部位付近にケロシン液を浸した綿棒を付け、浸潤時間を計測した（第 2 図）。次に静止カラー画像（原画像）を磁気ディスクに画像保存し、後日、保存画像を用いて 3) に記した気孔開度計測のための画像処理解析を行った（第 2 図）。浸潤時間の短い品種に限定し、ケロシン単一法による計測に加えて、ケロシンよりも粘性係数の大きい流動パラフィンを用いた浸潤時間の計測を行った。このときは、2 個のストップウォッチを用いて、同一葉で液付着部位および測定開始時刻の両者を僅かにずらして計測した。

3) 気孔開度計測のための画像処理解析法

本実験では、気孔開度（葉表面の一定面積における気孔の孔の面積割合および平均孔面積）の計測を目的として、2 種類の画像処理解析方法を検討した。一つは、あらかじめ入手した孔の形状係数などの幾つかの画像計算値を用いてフィルタ処理を含むプログラム計算により孔のみを抽出する方法であり、他は画面間演算により孔面積を画像計算する方法であった。本報では結果的に誤差の少なかった後者に限定して記し、前者については省略した。

方法の手順を第 3 図に示した。Image Hyper II を立

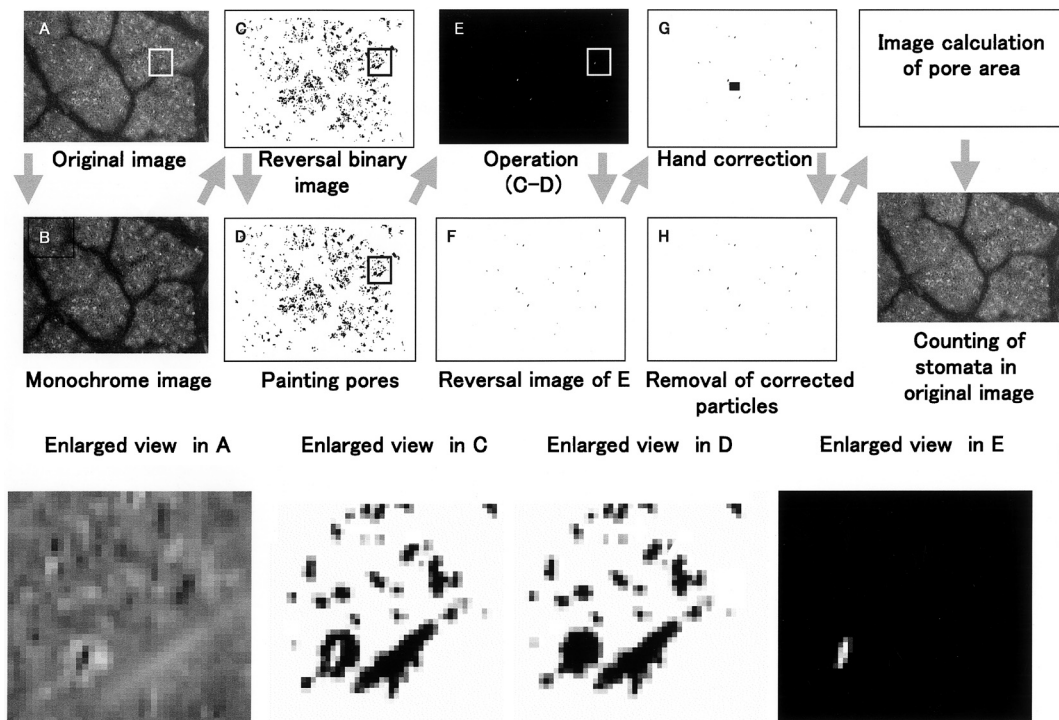


Fig.3 Steps in the image processing analysis method to measure pore area.

ち上げ、保存した画像（第3図A）をモノクロ画像に変換したうえで（第3図B）、孔辺細胞が白になり、孔が黒くなるところで2値化したうえで、ネガポジ反転（第3図C）、画像保存した。次に、この画像について穴埋め処理（黒色画素で完全に囲まれた画素領域を全て黒色に変換する処理）を施した（第3図D）。孔辺細胞（黒色、輝度値=0）に完全に囲まれた孔（白色、輝度値=255）の場合、穴埋め処理により、孔部分も黒色に変わる。穴埋め処理後画像と穴埋め処理前画像との間で画面間演算（減算）を行った結果（第3図E）、孔の輝度値は255（=255-0）のままである。また、当初黒色であった孔辺細胞や表皮の輝度値は画面間演算（減算）を経ても不変で黒色（0=0-0）のままである。一方、当初白色であった孔辺細胞や表皮の輝度値は画面間演算（減算）を経て黒色に変わる（0=255-255）。結局、孔部分のみ白色として残り、他は全て黒色になる。上記ソフトウェアの場合、画像計算対象は黒色画素なので、演算後の画像をネガポジ反転することで孔部分（黒色）の面積を画像計算できる（第3図F）。だが、極めて偶然かつ少ない頻度であったものの、表皮の皺や盛り上がりの陰部分が2値化処理により閉鎖線状に連結し、結果的に気孔以外でも穴埋めが起きることがあった。そこで、カラー

原画像と画面間演算後画像を見比べながら、この部分を検出し、2値化手補正により少し大きめの矩形で黒く塗りつぶし（第3図G）、面積の大きさを条件とする粒子除去処理を施し（第3図H）、この部分を除去した。最終的に、この画像を用いて孔合計面積を画像計算した。別途、カウンターを用いて原画像から気孔数を数えた。上記の画像処理解析作業を、樹種、品種、時期の全ての保存画像について繰り返した。その後、以下の計算式を用いて孔の面積割合および平均孔面積を計算した。

$$\text{孔の面積割合(\%)} = \text{孔合計面積} / \text{画面面積} \times 100 \quad (1)$$

$$\text{平均孔面積} = \text{孔合計面積} / \text{気孔数} \quad (2)$$

ここで、孔合計面積は孔部分の画素数合計に1画素面積を乗じたものである。本実験では、画面面積は $18011.1209 \mu\text{m}^2$ （= $154.9637 \mu\text{m} \times 116.228 \mu\text{m}$ ）、1画素面積は $0.0587 \mu\text{m}^2$ （= $0.2423 \mu\text{m} \times 0.2423 \mu\text{m}$ ）であった。

3. 水ストレス下における鉢植え樹着生葉の浸潤時間とRIの測定方法（鉢植え樹実験）

1) 供試材料

2007年2月にリンゴの‘ふじ’（M9VF台）と‘SD’（マルバカイドウ台）、セイヨウナシの‘ラ・フランス’（マメナシ台）と‘バートレット’（ヤマナシ台）、オウトウ

の‘佐藤錦’（アオバザクラ NTVF 台）と‘高砂’（アオバザクラ NTVF 台），カキ‘平核無’（共台）およびブドウ‘巨峰’（テレキ系 VF 台）と‘オリンピア’（テレキ系 VF 台）を，いずれも 1 年生苗木として 3 樹ずつ購入し，果樹園に仮植えした．2007 年 4 月に最大内径 30cm の素焼き鉢に植え（鉢土壤は砂壤土にコンポストを加えたもの），慣行肥料を施し，無剪定のまま，実験に用いるまで定期的に灌水し，また，慣行の薬剤散布を行った．ただし，‘ラ・フランス’はその後の生育不良のため実験材料から除去した．

2) 実験方法

実験装置の模式図と実験行程を第 4 図に示した．2007 年 8 月から 9 月にわたり 1 品種約 1 週間間隔で，以下の実験を行った．ガラス室内で，1 日目は鉢の搬入と計器の設置・装着，2 日目から 5 日目は，各日の午前 9 時 30 分から，連日灌水処理樹→隔日灌水処理樹→無灌水樹の順に 1 葉ずつ下記 (1)～(4) の一連の計測を行い，この測定をもう 1 巡行った．2 巡の測定に約 1 時間を要した．さらに，午後 2 時 30 分から上記と同じ計測を繰返した．5 日目実験終了時に残存した着生葉をすべて採取し，複写機の上に並べて複写した．この複写画像を 2 値化し，面積を画像計算し，着葉総面積を求めた（デジモ，

Image Hyper II）．実験のため採取した葉と落葉の合計数に平均個葉面積を乗じて着葉総面積を補正した．

各品種の実験期間中，気象要素（下記 (5)）および樹の蒸散速度（下記 (7)）の測定を行った．

(1) 土壤灌水処理

様々の程度の水ストレス下にある葉材料を入手するために，3 本の鉢植え樹のうち，連日の午後 4 時および 2 日目と 4 日目の同時刻に灌水を施し（1 樹当たり約 1.5 ℓ），それぞれ，連日灌水処理樹および隔日灌水処理樹とした．無灌水処理樹については測定期間中一切灌水しなかった．

(2) 土壤水分張力の測定

各鉢土壤約 5cm の深さにテンションメータ（寺田，簡易土壤水分測定器）を埋設し，土壤水分張力（単位：mmHg）を定期的に読み取った（第 4 図①）．

(3) 葉温，葉面照度および浸潤時間の測定および葉の目視

対象葉（着生葉）について放射温度計（チノー，ハンディ形放射温度計，IR-TA）による葉温および照度計（東芝，光電池照度計，SPI-5）による葉面照度を測定した（第 4 図②と③）．次に，葉の膨潤程度，萎れ，屈曲および変色に関する目視調査を行った（第 4 図④）．引き続き，

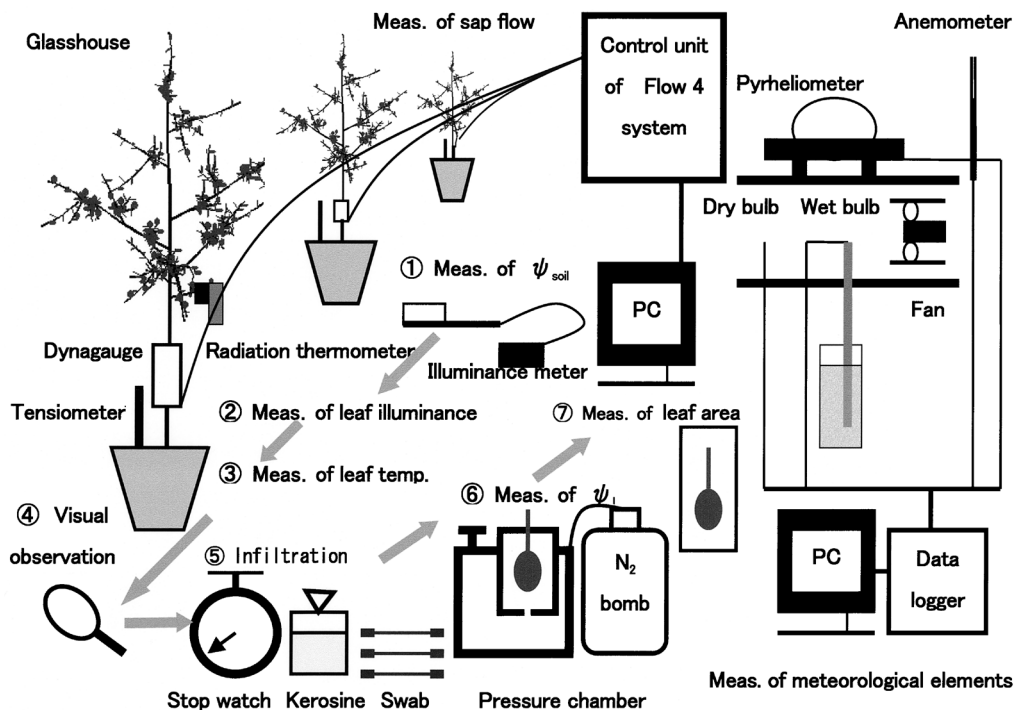


Fig4 The outline of the experiment respect to stomatal response in the potted trees under water deficit.

葉が着生したままでケロシン単一液法による浸潤時間を1葉につき3ヶ所反復測定した（第4図⑤）。測定時刻として正午近辺の時間帯を避けた理由は“気孔の日中閉鎖（midday closure）”（Meidner・Mansfield, 1968）を避けるためであった。

(4) ψ 1の測定

浸潤法実験直後に測定葉を採取し、プレッシャーチャンバ（大起理工業、植物体内水分測定器、DIK-P-C-1、計測範囲：0～-4MPa）により ψ 1を測定した（第4図⑥）。

(5) 気象要素の測定

手製の気象測定装置を鉢植え樹とほぼ等しい高さに設置し、各気象センサからの数値を、データロガー（キーエンス、GR-3500）を経由してパソコン画面上でモニターし、10分間隔でデータを存した。乾球温度（気温）および湿球温度には直径0.2mmの銅-コンスタンタンの熱電対を使用した。水瓶にその基部を浸した木綿ひもを熱電対接着部に巻き付け、湿球を形成させ、小型ファンから風速約 $0.5\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ の気流を送り、湿球温度を計測した。風速は熱線風速計（KANOMAX, Anemomasterモデル6141）、全天日射量は日射計（農試電試型）を用いて計測記録した。

(6) 大気中の蒸気圧不足量（vapour pressure deficit, 以下、VPD）の算出

VPD(単位はhPa)については(5)で計測した気温(T_a)と湿球温度(T_w)を用いて理科年表（東京天文台、1974）に記載された定法により算出した（3式）。

$$\text{VPD} = \{0.0007 \times T_a^3 - 0.0195 \times T_a^2 + 0.9546 \times T_a + 0.4717 - (0.0007 \times T_w^3 - 0.0195 \times T_w^2 + 0.9546 \times T_w + 0.4717) - 0.5 \times (T_a - T_w) \times 760 / 755\} / 760 \times 1000 \quad (3)$$

(7) 樹の蒸散速度の測定

4連式茎熱収支法測定装置（Dynamax, Flow4-DL）を用いて、各樹の主幹のsap flow（単位は $\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$ ）を30分間隔に測定した。浸潤法の各測定時刻に最も近い時刻のsap flowデータを総葉面積で除することで、葉の蒸散速度（単位は $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ）を算出した。

(8) 平均的なRI値の推定計算

葉の蒸散速度は以下の式で表現されている（坪井、1974）。

$$\begin{aligned} & \text{葉の蒸散速度} \\ & = (\text{葉中の水蒸気密度} - \text{周辺空气中的水蒸気密度}) \\ & / \text{葉の水蒸気拡散抵抗} \quad (4) \end{aligned}$$

ここで、葉の水蒸気拡散抵抗は気孔抵抗（または葉表皮抵抗）と葉面境界層拡散抵抗を合計したもの（両者の直列合成抵抗）である。本実験では葉面境界層拡散抵抗が未測定であったため、葉の水蒸気拡散抵抗のみを扱った。自然下、葉面境界層拡散抵抗の変動は気孔抵抗の変動と並んで無視できず、風速変動の大きい所では、比較実験における変動要因になる。ただし、本実験は無風状態のガラス室内で終始行ったので、葉面境界層拡散抵抗の変動は極めて小さい。従って、気孔抵抗の変動が葉の水蒸気拡散抵抗の変動を代表するものと見なした。葉の蒸散速度、葉中の水蒸気密度および周辺空气中的水蒸気密度を4式に代入し、葉の水蒸気拡散抵抗を計算した。

4式中の水蒸気密度の算出にはボイル・シャルルの法則（気体圧力=気体のモル数×気体定数×絶対温度/気体の体積）を用いた。すなわち、同法則から、水蒸気圧と絶対温度がわかれば、（モル数/大気体積）の値が計算できる。大気体積当たりの水の重量としての水蒸気密度（単位： $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ）は5式で計算できる。

$$\begin{aligned} \text{水蒸気密度} & = 18\text{g} \times \text{水のモル数} / \text{大気体積} \\ & = 18\text{g} \times \text{水蒸気圧} / \text{気体定数} / \text{絶対温度} \quad (5) \end{aligned}$$

ここで圧力の単位をbarとして、大気体積が 1000cm^3 の場合の気体定数には0.08207を用いた。

4式における周辺空气中的水蒸気密度については、気温における飽和水蒸気圧からVPDを差し引いたものを5式の水蒸気圧に代入して算出した。また、4式における葉中の水蒸気密度については、葉の細胞間隙が、通常、水蒸気で飽和されているものと見なし、葉温における飽和水蒸気圧を5式の水蒸気圧に代入して算出した。ただし、4式における蒸散速度は主幹のsap flowから計算したので、樹全体の平均的蒸散速度を用いたことになる。したがって、ここで計算した水蒸気拡散抵抗値は個葉のRIとは言い難く、やや問題があることを断わっておく。以後、これを平均的RIと記す。

理科年表（東京天文台、1974）に記載された気温と飽和水蒸気圧の数表データを用いて、気温(T_a)から周辺空气中的飽和水蒸気圧（単位： mmHg ）を求めるための計算式（重回帰式）を作成し（6式）、これにより周辺空气中的飽和水蒸気圧を計算した。なお、このときの重回帰式の寄与率(R^2)は1に等しかった。

$$\begin{aligned} & \text{周辺空气中的飽和水蒸気圧} \\ & = 0.0005T_a^3 + 0.0005T_a^2 + 0.4216T_a + 4.58 \quad (6) \end{aligned}$$

同様に、葉温(T_l)から葉肉細胞間隙の飽和水蒸気圧

(以下、葉中飽和水蒸気圧)を求めるために7式を用いた。

葉中飽和水蒸気圧

$$= 0.0005Tl^3 + 0.0005Tl^2 + 0.4216Tl + 4.58 \quad (7)$$

上記の3式から7式を用い、かつ、圧力単位を整理すれば、RI (単位: $s \cdot cm^{-1}$) は8式で表現できる。

$$RI = [18 (0.0005Tl^3 + 0.0005Tl^2 + 0.4216Tl + 4.58) / 760 / 1000 / 0.08207 / Kl - 18 \{ (0.0005Ta^3 + 0.0005Ta^2 + 0.4216Ta + 4.58) / 760 - VPD / 1000 \} / 1000 / 0.08207 / Ka] / (TR / 10000 / 3600) \quad (8)$$

ここで、KlとKaは、それぞれ、葉と大気の絶対温度であり、TRは蒸散速度 (単位: $g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$) である。

供試した果樹葉はいずれも片面気孔葉であったので、上記数値は気孔の存在する裏面 (下面) に限定して計算したものになり、本報中でもこの形のままで表記した。両面平均としてのRIに変更するときはこれを2倍にすればよい。

4. 脱水過程における切葉の浸潤時間およびRIの測定

(切葉実験)

1) 供試材料

2008年に1.の1)に記した成木 (ただし、樹齢は異なる) より6月から10月までほぼ1か月間隔に新梢4~5本を採取し、ガラス室内でその切葉を用いて以下の実験を行った。

2) 実験方法

実験装置の模式図および実験行程を第5図に示した。

(1) 光飽和处理

ガラス室内で、反射傘の付いたメタルハレード型陽光ランプ (東芝, D400) 4基の下に流水フィルターを設置し、測定が始まる約2時間前から、その透過光を水差し枝全体に照射し続けた (第5図①)。透過光の光合成有効光量子束密度 (PPFD) を光量子計 (ライカー社, LI-185B) を用いて水平面で測定したところ約 $1500 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 以上であった。この光条件は、気孔が開くときの光飽和状態を作り出すのに十分であった。

(2) 葉重量減少速度の測定

水差し枝から採取した葉 (切葉) を上記 (1) と同じ光条件下の平面上に放置し、ストップウォッチで監視しながら放置時間を変えることで種々の段階の水不足状態にした (第5図②)。次に、同じ光条件下に置いた0.1mg精度電子天秤 (ザルトリウス, CP124S, 透明防風ケース内) の上皿に載せ、葉重量が0.01g減少するのに要する時間を別のストップウォッチで計測した (第5図③)。なお、重量測定時に限り、透明防風ケースの扉を閉じて葉重量を読み取った。

(3) 浸潤時間の測定

切葉の重量減少速度が大きい場合は上記 (2) の重量減少速度の測定直後に、重量減少速度が小さい場合は電

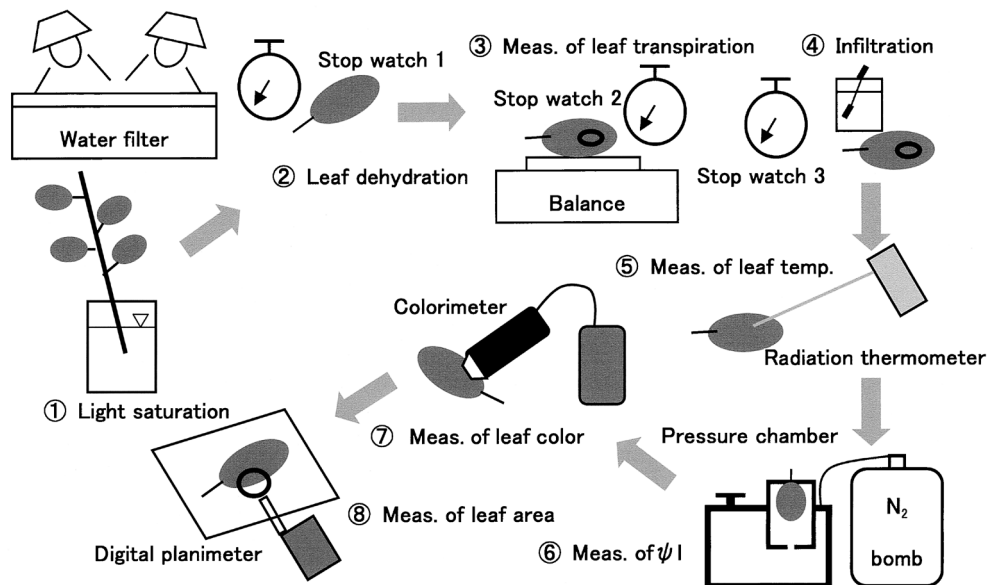


Fig.5 The outline of the experiment respect to stomatal responses of detached leaves under water deficit.

子天秤の上皿の上で、切葉の裏面に綿棒に含ませたケロシン液を付着し、浸潤時間を3番目のストップウォッチを用いて測定した（第5図④）。なお、切葉では脱水による水ストレスが常時かつ急速に進行するため、浸潤時間の測定部位は1葉当たり1ヵ所とした。

(4) 葉温の測定

浸潤時間測定中または直後に放射温度計を用い葉温を計測した（第5図⑤）。ただし、途中で放射温度計に不具合が生じたときがあり、この場合は直径0.2mmの銅-コンスタンタン熱電対を葉の表面に貼り付けて葉温を測定した。

(5) ψ_1

浸潤時間測定直後、プレッシャーチャンバを用いて ψ_1 を測定した（第5図⑥）。使用計器の測定限界が-4MPaであったので、測定値の下限を-3.75MPa前後としてそれ以下の測定は行わなかった。

(6) 葉の色度の調査

ψ_1 測定後、色彩色差計（ミノルタ、CR-200b）を用い葉色を測定した（第5図⑦）。測定部位は葉1枚につき2ヵ所とした。

(7) 葉面積の測定

葉色測定後、個々の葉を塩化ビニル袋内に密封し、クーラーボックス内に保存した。後で複写機上に葉サンプル番号とともに葉を並べ、一定量まとめて複写した。後日、複写した葉画像についてデジタルプランメータ（小泉測機製作所、PLACOM、KP-82N）により個々の葉の葉面積を測定した（第5図⑧）。

(8) 気象要素の測定

人工光源下の実験場所付近に3. に記した気象測定装置を設置し、3. に記した方法に準じて測定記録した。

(9) 蒸散速度の算出

重量減少速度および葉面積の測定値から、9式を用いて個々の葉の蒸散速度を算出した。

$$\text{蒸散速度 (g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = 0.01 \text{ (g)} / \text{葉面積 (cm}^2\text{)} / \text{蒸散時間 (s)} \quad (9)$$

(10) RI の計算

RIの計算には8式を用いた。この場合のTRには(9)に記した測定対象葉（個葉）の蒸散速度を用いたので、鉢植え樹実験の場合（樹の蒸散速度）とは異なった。

(11) 壊死・枯死に関連した異常葉の削除

3. に記した鉢植え樹着生葉においては、水ストレスが相当強くなっても、葉柄を通じての水連絡は途絶えな

い。そのためか、葉先や葉縁の一部に脱水症状が起きても葉全体が壊死状態や枯死状態になることは珍しかった。このときの浸潤法測定は葉内の健全部を対象に十分可能であった。一方、水連絡が途絶える切葉は、放置時間が少々長くなると葉全体として壊死が始まり、ついに枯死する。壊死状態近くなる葉は、変色し始める。そこで色彩色差計の測定値（Lab表色系色度）を用いて、測定対象の表色が基準となる正常な色から直線距離でどれだけ乖離しているかを示す色差 ΔE^*Lab を算出した。これを判定基準として健全葉と異常葉を区別することを試みた。すなわち、比較する2葉のL（明るさ）、a（赤色の強度）およびb（黄色の強度）それぞれの差である ΔL 、 Δa および Δb を用いて10式により色差を算出した。

$$\text{色差 } \Delta E^*Lab = \{(\Delta L)^2 + (\Delta a)^2 + (\Delta b)^2\}^{0.5} \quad (10)$$

基準となる正常な葉の色には時期ごと選んだ ψ_1 が非常に高い葉のLab値を用いた。JIS規格の色の離間比較によると、色差 ΔE^*Lab が1.6～3.2ではほとんど気付かれない色差となることから、一般的には同じ色であるとされている（JIS Z 8721）。 ΔE^*Lab が6以上のときは両者の色は明らかに異なるとされ、 ΔE^*Lab が6以上の葉のデータは必ず削除せねばならない。これに加え、脱水に伴う葉の生理状態の悪化や壊死は表面色の変化に先立って進行するのが普通であり、本実験では安全を見込んで色差 ΔE^*Lab が3.2以上の葉を集計データから削除した。

上記の削除に加え、6月と10月のデータを削除した。6月と10月の実験は後述する5. の実験には必要であったが、ここで削除したのは以下の理由からである。すなわち、両月は水ストレス頻発時期から実質的に外れるうえに、6月時では葉が未熟、10月時では葉の老化が懸念されたためである。

5. 測定時の気温の違いに由来する浸潤時間計測誤差の補正方法

液体の粘性係数は温度によって影響を受け、温度上昇により粘性係数は小さくなる。これを本実験に当てはめると、同じ気孔開度をもつ葉でも、高温では粘性が減少し（浸潤時間が過小評価され）、反対に低温では粘性が増大する（浸潤時間が過大評価される）。従って、温度の違いに由来する浸潤時間計測誤差の補正は是非行うべきであり、そのための方法を考案することは大変意義が

ある。温度要因として測定時の気温と葉温が考えられるが、栽培者が葉温を入手することは通常困難である。そこで、気温に絞った補正方法を検討した。同時に生産現場で補正計算を行うことを考慮して、計算自体も簡易なものに限定した。

切葉実験は6月から10月までの期間および測定時刻が日中の広い範囲にわたっており、測定時気温の範囲が広がったことから、この場合のデータに適した、切葉実験の浸潤時間全データのうち気孔がよく開いた葉 (ψ 1が高く、RIが小さい範囲)のデータを抜粋した。全測定時気温のほぼ中央値(本実験では27℃)を基準温度と見なしたうえで、27℃との気温較差を算出した。これを横軸にして上記抜粋データの浸潤時間の散布図を描いた。この散布図の回帰式を作る場合、液体の温度による粘性係数の変化が曲線的であることから、指数回帰分析を行い、その曲線式(11式)のパラメータ(aとb)をあらかじめ求めた。

$$\text{抜粋データの浸潤時間} = a \times e^{b(\text{気温}-27^\circ\text{C})} \quad (11)$$

測定時気温を代入したときの11式の値を計算し、これを温度較差0℃のとき(すなわち気温が27℃のとき)の11式の値(=a)で割れば補正係数が得られる。補正前の浸潤時間をこの補正係数で割れば補正後の浸潤時間になる(12式)。

$$\begin{aligned} \text{補正後の浸潤時間} &= \text{補正前の浸潤時間} / \text{補正係数} \\ &= \text{補正前の浸潤時間} / e^{b(\text{気温}-27^\circ\text{C})} \end{aligned} \quad (12)$$

ただし、指数関数計算機能をもたない電卓の場合も考慮して、直線回帰式(13式)を用いる方法も準備した。

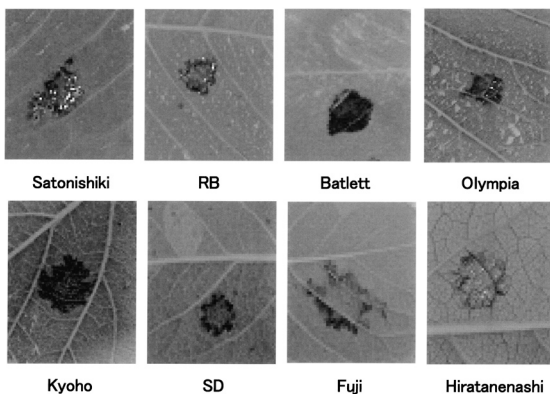


Fig.6 Photographs of the infiltration spots in several cultivars. The abbreviation (RB and SD) indicates 'Rockport Bigarreau' and 'Starking Delicious', respectively.

$$\text{抜粋データの浸潤時間} = c \times (\text{気温}-27^\circ\text{C}) + d \quad (13)$$

測定時気温を代入したときの13式の値を温度較差0℃のときの値(=d)で割れば補正係数が得られる。この補正係数で測定された浸潤時間を割れば補正後の浸潤時間になる(14式)。

$$\begin{aligned} \text{補正後の浸潤時間} &= \text{補正前の浸潤時間} / \text{補正係数} \\ &= \text{補正前の浸潤時間} / (c / d(\text{気温}-27) + 1) \end{aligned} \quad (14)$$

本実験では、3. および4. の全ての浸潤時間データを上記方法(11, 12式)を用いて補正した(以下、補正後浸潤時間)。

結 果

1. 各品種の浸潤斑

供試品種におけるケロシン単一液の浸潤斑写真を第6図に示した。葉の裏面に毛じが多いリンゴ'ふじ'や葉肉が厚いカキ'平核無'も含め、いずれの品種においても浸潤斑境界部の8割以上が浸潤状態に達したときの見下ろし写真である。見下ろし観察のときの浸潤斑は本来の裏面葉色(通常、淡緑色)が少し暗くなる程度であったが、品種特有な葉厚や葉色の違いにより、明暗が異なった。見上げ観察(天空光が透過するように葉を掲げて下から観察)の場合、浸潤斑は一層鮮明になった。この理由は、第1図に示したように、液体が葉肉組織(果樹葉では海綿状組織)の細胞間隙を充填することで浸潤部透過光の透過率や屈折率が浸潤部以外と大きく異なるため、結果的に他部位に比較して著しく明るく見えるからである。浸潤法でよく用いられるアルコール類と違って、本実験に用いたケロシン液や流動パラフィン(炭化水素化合物のためか植物体を損傷する程度は低く、その損傷部位は浸潤斑内に留まり、周辺に広がることは無かった。1個の浸潤斑面積は葉面積の極く一部(通常、1%以下)であり、また、測定供試葉が、その後、落葉することは全く認められなかった。

2. 浸潤法測定値と気孔開度の関係

1) 孔の面積割合あるいは平均孔面積と浸潤時間の関係

画像処理解析結果から、8月時の孔の面積割合と浸潤時間の間には浸潤時間が小さいほど孔の面積割合が大きく、反対に、浸潤時間が大きいほど孔の面積割合が小さくなる関係、すなわち、双曲線状の関係が見られた(第7図上)。負のべき乗式を用いて近似したところ回帰式の寄与率はいずれも有意であった(第7図上)。第7図

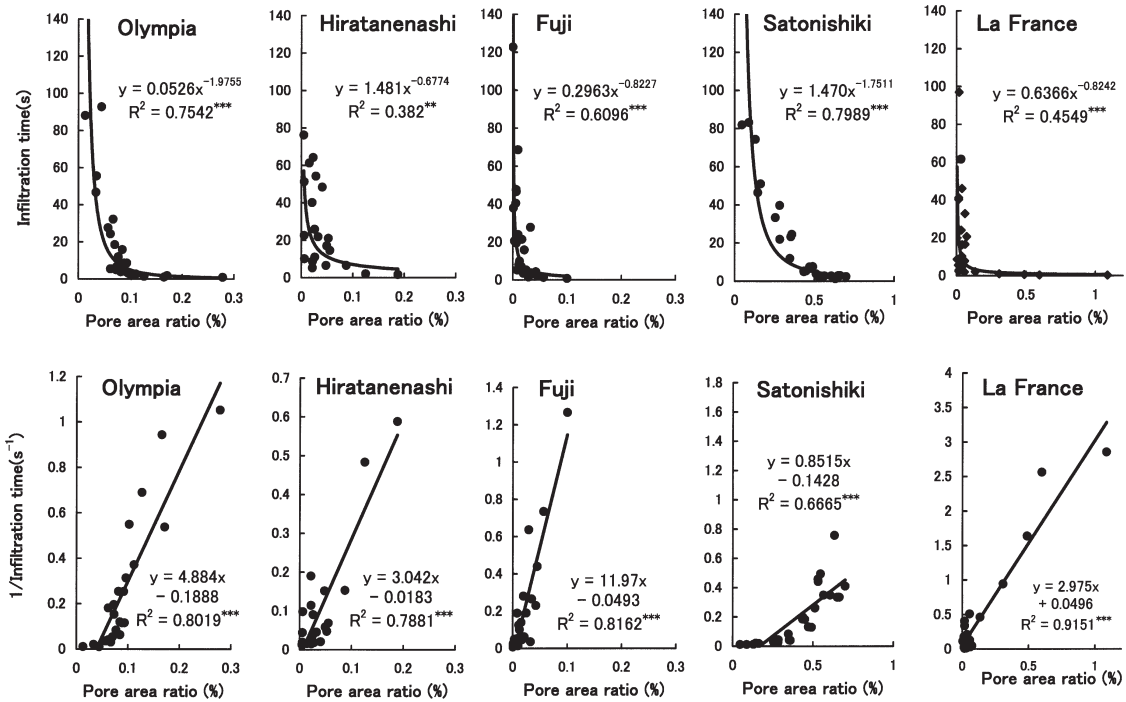


Fig.7 Relations between the pore area ratios and the infiltration times (upper) or its reciprocals (lower) in the several cultivars.

に示さなかった同一品種における平均孔面積と浸潤時間の関係や他の月、あるいは他の品種についても同様な傾向が見られた（データは省略）。だが、全期間（7, 8, 9月）の散布図を合体したときの回帰式の寄与率は少し減少した（データ省略）。この理由は各月の散布図が互いに微妙に異なったためである。

2) 気孔開度と浸潤時間の逆数の関係

1) に記したように双曲線状の関係が見られたことから、浸潤時間の逆数と孔の面積割合の散布図を描いたところ、両者間に良好な直線関係が見出された(第7図下)。1) に記した負のべき乗式による回帰曲線式からは、浸潤時間と気孔開度の関係の月別違いが読み取りにくい。これに対し、直線回帰式の場合、その勾配と切片を比較することで月別違いを読み取り易い。そこで、全品種、全時期の浸潤時間の逆数と気孔開度（孔の面積割合あるいは平均孔面積）の直線回帰式を比較した（第1表）。いずれも正の直線関係が認められ、直線回帰式の寄与率は高く、式は有意であった。同一品種内に限定して、直線回帰式の勾配や切片を月別に比較したところ、例外が見られたものの、多くの品種において7月の勾配は小さく、8月時の勾配が大きかった（第1表）。浸潤時間の逆数の勾配が大きいことは浸潤時間の勾配が小さいこと

を意味する。すなわち、8月時の方が浸潤時間は短い。しかし、本実験では温度測定を欠いていたので、これが温度の影響かどうかは不明である。

3) 気孔開度と浸潤時間の樹種間比較

気孔が最も開いたときの孔の面積割合（概略値）は樹種によって大きく異なり、セイヨウナシ>オウトウ>カキ>リンゴ>ブドウの大小関係が認められた（第1表右上）。たとえば、これが最も小さかった‘巨峰’の孔の面積割合は最も大きかった‘バートレット’の僅かに約14%であった（第1表右上）。気孔が最も開いたときの平均孔面積についてもほぼ類似の大小関係が認められたが（第1表右下）、‘オリンピア’や‘ふじ’については孔の面積割合の大小関係通りになっていない（第1表右）。孔の面積割合と平均孔面積はいずれも孔合計面積に比例する反面（1, 2式）、平均孔面積には気孔密度（気孔数）の違いも反映するためである（2式）。

第1表から、気孔が最も開いたときにおける孔の面積割合あるいは平均孔面積の大きい樹種や品種ほど浸潤時間の逆数の勾配も総じて小さい（浸潤時間の勾配が大きい）傾向が読み取れた。たとえば、‘バートレット’と‘オリンピア’の孔の面積割合の最大値（ただし、概略値）と8月時の回帰式を用いて浸潤時間を算出したところ、

Table 1 Relationships between the reciprocal of the infiltration time and the pore area ratio (upper) or the mean pore area (lower) of nine cultivars. In the regression formulas, y, x and z indicates reciprocal of the infiltration time (s⁻¹), pore area ratio (%) and mean pore area (μm²), respectively. The abbreviations (SD and RB) refer to Fig.1.

Fruit species	Cultivars	July			August			September			Maximum		
		Regression formula	R ² _z	n	Regression formula	n	R ²	Regression formula	n	R ²	n	x	z
Grapes	Olympia	y = 3.148x - 0.0842	0.6753***y	24	y = 4.884x - 0.1882	0.8019***	25	y = 4.115x - 0.1852	0.5919***	28	0.28		
	Kyoho	y = 2.200x - 0.0451	0.6301***	23	y = 16.97x - 0.7072	0.8250***	24	y = 7.426x - 0.3121	0.5357***	26	0.16		
Persimmons	Hiratanenashi	y = 0.8483x + 0.0052	0.6970***	21	y = 3.042x - 0.0183	0.7881***	21	y = 0.5187x - 0.0073	0.4379***	24	0.45		
	Fuji	Not determined			y = 11.97x - 0.0493	0.8162***	25	y = 2.939x - 0.0839	0.7852***	26	0.36		
Apples	SD	y = 4.507x + 0.0894	0.6459***	31	y = 8.066x - 0.0391	0.7582***	26	y = 3.564x - 0.1365	0.4252***	27	0.33		
	Satonishiki	y = 0.867x - 0.1966	0.6105***	26	y = 0.851x - 0.1428	0.6665***	26	y = 0.8815x - 0.2303	0.6637***	26	1.01		
Cherries	RB	y = 0.463x - 0.0279	0.4583***	26	y = 0.434x - 0.0477	0.6394***	26	y = 1.762x - 0.5272	0.8368***	26	1.00		
	Bartlett	y = 2.214x - 0.0384	0.7315***	30	y = 2.284x - 0.0044	0.7802***	22	y = 2.801x + 0.0243	0.8769***	29	1.14		
Pears	La France	y = 2.760x - 0.0562	0.9519***	23	y = 2.975x + 0.0496	0.9151***	23	y = 4.219x - 0.0998	0.8553***	28	1.08		
	Olympia	y = 2.822z - 0.0741	0.6943***	24	y = 3.824z - 0.1156	0.7486***	25	y = 3.428z - 0.0864	0.5107***	28	0.35		
Grapes	Kyoho	y = 2.245z - 0.0461	0.6565***	23	y = 14.21z - 0.4634	0.8312***	24	y = 9.319z - 0.3296	0.6422***	26	0.18		
	Hiratanenashi	y = 1.573z + 0.0041	0.7296***	21	y = 5.077z - 0.0166	0.7046***	21	y = 0.939z - 0.0045	0.4256***	24	0.29		
Persimmons	Fuji	Not determined			y = 27.34z - 0.0432	0.7627***	25	y = 6.872z - 0.0794	0.7377***	26	0.14		
	SD	y = 4.223z + 0.2456	0.3352***	31	y = 15.07z - 0.0568	0.7791***	26	y = 6.366z - 0.1342	0.4809***	27	0.25		
Cherries	Satonishiki	y = 1.489z - 0.1614	0.5436***	26	y = 1.323z - 0.1093	0.6252***	26	y = 1.825z - 0.2477	0.6415***	26	0.56		
	RB	y = 0.589z + 0.0022	0.3334**	26	y = 0.642z - 0.0255	0.5868***	26	y = 3.487z - 0.5192	0.8834***	26	0.56		
Pears	Bartlett	y = 2.041z - 0.0112	0.7010***	30	y = 2.440z - 0.0161	0.8140***	22	y = 2.513z + 0.0593	0.8361***	29	1.14		
	La France	y = 2.891z - 0.0477	0.9242***	23	y = 3.660z + 0.0101	0.9453***	23	y = 4.048z - 0.0844	0.7833***	28	0.83		

^zCoefficient of determination of regression formula.

^ySignificance, *** (0.1%), ** (1%).

前者が0.38 sであったのに対し、後者は0.85 sであった。

3. 測定時の気温の違いに由来する浸潤時間計測誤差の補正係数

水ストレスから開放され、気孔がよく開いた状態の葉の測定データに限定して、横軸に気温較差 (= 測定時気温 - 27°C)、縦軸に浸潤時間を取ったときの散布図を第8図に示した。各品種パネル内には、材料および方法の5.に記した計算方法に基づき算出した2種類の回帰式(指数回帰式と直線回帰式)を示した。2種類の回帰線はほとんど重なったため、図中には指数回帰曲線のみ示した。本データは浸潤法独自の誤差のため全体にばらついた(第8図)。このためか、式の寄与率はさほど高くはなかったが、いずれの式も有意であった(第8図)。また、指数回帰と直線回帰の違いによる影響は極めて軽微であると判断された。品種間に浸潤時間レベルの違いが現われたものの、27°C ± 8°Cの範囲における浸潤時間に対する気温の影響はよく似ていた。測定時の気温の違いに由来する浸潤時間計測誤差を補正するためには、11式あるいは13式中の各パラメータに該当する数値を第8図の品種パネルから拾い出し、12式あるいは14式に用いれば良い。

4. 鉢植え樹の水ストレスが着生葉の外観(目視結果)、浸潤時間および樹の平均的RIに及ぼす影響

1) 測定データの取扱い

実験期間中のガラス室内各気象要素(気温、日射量、VPDなど)および各鉢植え樹の土壌水分張力の測定結果については省略した。オウトウ‘佐藤錦’の実験期間(2007年8月10~15日)は高温晴天の猛暑が続き、ガラス室内気温は連日、日中40°Cを越え、土壌灌水処理の違いにもかかわらずψ1が低いところに偏り、ψ1の変動幅が狭くなった。この状態での実験結果は本実験目的から逸脱すると判断し、削除した。さらに、カキ‘平核無’の実験期間途中から、flow 4システムが故障したため、同品種の平均的RIのデータについては削除した。

2) 鉢植え樹の水ストレスと葉の目視結果の関係

葉の外観(屈曲・永久萎れ、変色の有無など)の目視結果とψ1の関係を第2表に示した。‘オリンピック’、‘巨峰’および‘平核無’は比較的高いψ1で萎れなどの異常が現われ、屈曲・永久萎れが発生し始めるψ1は、それぞれ、-2.25、-1.95および-2.85MPa付近であった(第

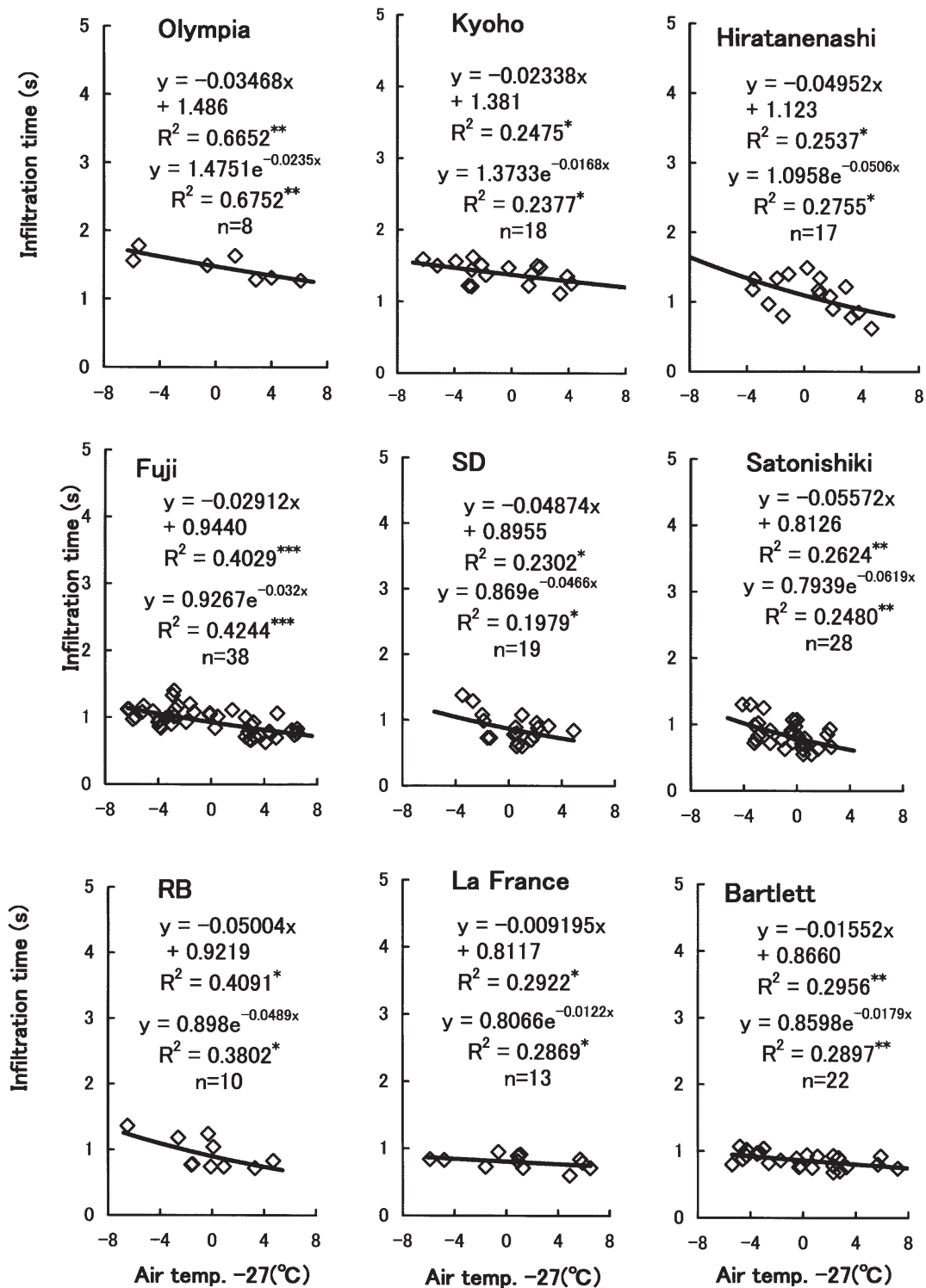


Fig.8 The dependence for air temperature difference (= air temperature - 27°C) of the infiltration time, and the parameters to correct measurement errors which derived from that the infiltration tests were done at different air temperatures. The fruit species and the abbreviations of the cultivars refer to Table 1 and Fig.6, respectively.

Table 2 Leaf numbers in each stage of the visual observation. The abbreviations of cultivars refer to Table 1.

Range of $\psi 1$	I	II	III	IV	Range of $\psi 1$	I	II	III	IV	Range of $\psi 1$	I	II	III	IV
0 ~ -0.3MPa					0 ~ -0.3MPa	1				0 ~ -0.3MPa				
-0.3 ~ -0.6MPa	7	3	Olympia		-0.3 ~ -0.6MPa	9		Kyoho		-0.3 ~ -0.6MPa	3			Hiratanenashi
-0.6 ~ -0.9MPa	14				-0.6 ~ -0.9MPa	13				-0.6 ~ -0.9MPa	3			
-0.9 ~ -1.2MPa	13				-0.9 ~ -1.2MPa	14				-0.9 ~ -1.2MPa	4			
-1.2 ~ -1.5MPa	3	2			-1.2 ~ -1.5MPa	6	2			-1.2 ~ -1.5MPa	26	2		
-1.5 ~ -1.8MPa	6				-1.5 ~ -1.8MPa	1	2			-1.5 ~ -1.8MPa	13			
-1.8 ~ -2.1MPa	3	1			-1.8 ~ -2.1MPa			2		-1.8 ~ -2.1MPa	6			
-2.1 ~ -2.4MPa			2		-2.1 ~ -2.4MPa			2	1	-2.1 ~ -2.4MPa	2			
-2.4 ~ -2.7MPa			2		-2.4 ~ -2.7MPa					-2.4 ~ -2.7MPa	4			
-2.7 ~ -3.0MPa					-2.7 ~ -3.0MPa			2	1	-2.7 ~ -3.0MPa		2	1	
-3.0 ~ -3.3MPa					-3.0 ~ -3.3MPa					-3.0 ~ -3.3MPa			2	2
-3.3 ~ -3.6MPa					-3.3 ~ -3.6MPa					-3.3 ~ -3.6MPa				2
0 ~ -0.3MPa	6		Fuji		0 ~ -0.3MPa	6		SD		0 ~ -0.3MPa	1			Satonishiki
-0.3 ~ -0.6MPa					-0.3 ~ -0.6MPa	3				-0.3 ~ -0.6MPa	3			
-0.6 ~ -0.9MPa					-0.6 ~ -0.9MPa	12				-0.6 ~ -0.9MPa				
-0.9 ~ -1.2MPa	3				-0.9 ~ -1.2MPa	7				-0.9 ~ -1.2MPa	1			
-1.2 ~ -1.5MPa	4				-1.2 ~ -1.5MPa	3				-1.2 ~ -1.5MPa				
-1.5 ~ -1.8MPa	8				-1.5 ~ -1.8MPa	9				-1.5 ~ -1.8MPa				
-1.8 ~ -2.1MPa	8	1			-1.8 ~ -2.1MPa	4				-1.8 ~ -2.1MPa	1			
-2.1 ~ -2.4MPa	7	1			-2.1 ~ -2.4MPa	3				-2.1 ~ -2.4MPa	1	1		
-2.4 ~ -2.7MPa	4				-2.4 ~ -2.7MPa	2				-2.4 ~ -2.7MPa	4	3		
-2.7 ~ -3.0MPa	1				-2.7 ~ -3.0MPa	2	1	1	1	-2.7 ~ -3.0MPa	4	4	4	
-3.0 ~ -3.3MPa					-3.0 ~ -3.3MPa	2	1	1	1	-3.0 ~ -3.3MPa	1	2	2	
-3.3 ~ -3.6MPa					-3.3 ~ -3.6MPa	4	4	4	2	-3.3 ~ -3.6MPa	1	2	2	
-3.6 ~ -3.9MPa					-3.6 ~ -3.9MPa	2				-3.6 ~ -3.9MPa	4	4	21	6
0 ~ -0.3MPa	4		RB		0 ~ -0.3MPa	2		Bartlett		0 ~ -0.3MPa				
-0.3 ~ -0.6MPa	3				-0.3 ~ -0.6MPa	4				-0.3 ~ -0.6MPa				
-0.6 ~ -0.9MPa	2				-0.6 ~ -0.9MPa	5				-0.6 ~ -0.9MPa				
-0.9 ~ -1.2MPa	3				-0.9 ~ -1.2MPa	4				-0.9 ~ -1.2MPa				
-1.2 ~ -1.5MPa	4				-1.2 ~ -1.5MPa	5				-1.2 ~ -1.5MPa				
-1.5 ~ -1.8MPa	4	1			-1.5 ~ -1.8MPa	1				-1.5 ~ -1.8MPa				
-1.8 ~ -2.1MPa	2	2			-1.8 ~ -2.1MPa	3	2			-1.8 ~ -2.1MPa				
-2.1 ~ -2.4MPa	3	3			-2.1 ~ -2.4MPa	1				-2.1 ~ -2.4MPa				
-2.4 ~ -2.7MPa	5	5			-2.4 ~ -2.7MPa	2				-2.4 ~ -2.7MPa				
-2.7 ~ -3.0MPa	1	6	2		-2.7 ~ -3.0MPa	5	6			-2.7 ~ -3.0MPa				
-3.0 ~ -3.3MPa	1	1	1		-3.0 ~ -3.3MPa	3	2	3		-3.0 ~ -3.3MPa				
-3.3 ~ -3.6MPa		2			-3.3 ~ -3.6MPa	4	2	2		-3.3 ~ -3.6MPa				
-3.6 ~ -3.9MPa					-3.6 ~ -3.9MPa	1				-3.6 ~ -3.9MPa				

Stages of visual observation
 I : Normal
 II : Temporary wilting
 III : Curl and permanent wilting
 IV : Discoloration

2表)。一方、‘佐藤錦’、‘高砂’、‘ふじ’、‘SD’および‘バートレット’は、 $\psi 1$ が上記より低くなってからこの異常が現われ、屈曲・永久萎れが発生し始める $\psi 1$ は、それぞれ、-3.15、-3.15、-3.45、-3.15および-3.45MPa付近と見なされた(第2表)。とは言え、着生葉では、落葉は無く、また、屈曲・永久萎れは葉の一部に限定されるケースがほとんどであった。

3) 鉢植え樹着生葉の $\psi 1$ と補正後浸潤時間の関係

気温由来の誤差を補正した後の浸潤時間(補正後浸潤時間)と $\psi 1$ の散布図を作成した(第9図)。なお、ガラス室実験のため、高 $\psi 1$ の材料が不足した品種では、同じ品種の降雨後における成木の葉を用いて浸潤法と $\psi 1$ の補足測定結果を加えたことを断わっておきたい。多くの品種において、高 $\psi 1$ の一定の範囲では $\psi 1$ 低下

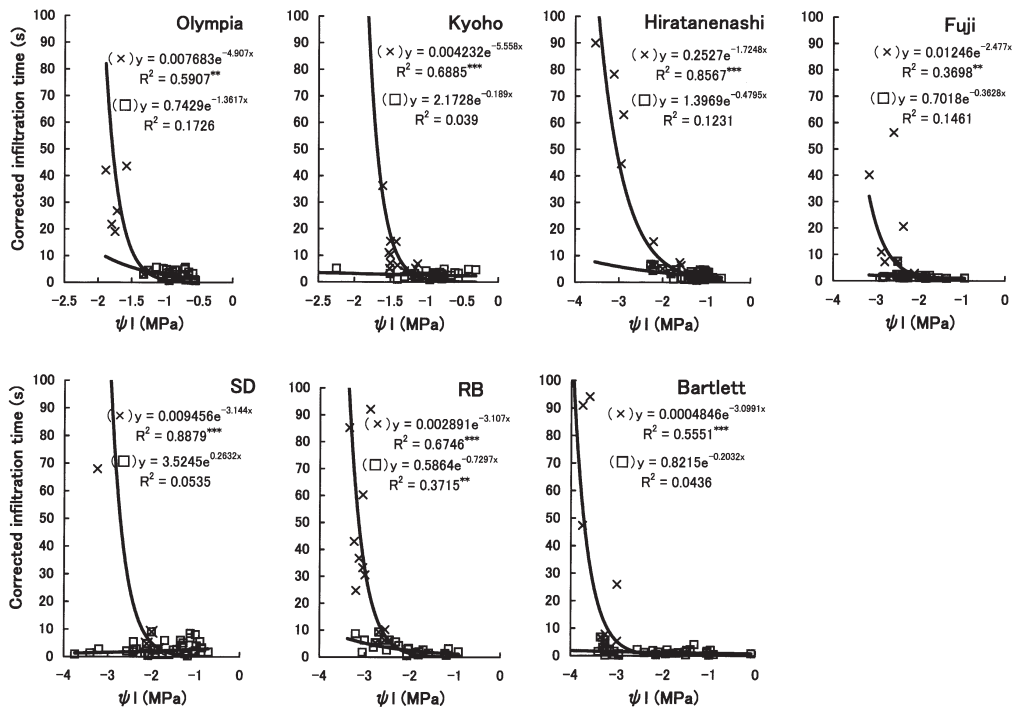


Fig.9 Relations between leaf water potentials (ψ ls) and the corrected infiltration times in the experiment using the potted trees, and the regression curves of the two data groups (□ : the stomata opened, × : the stomata began to close).

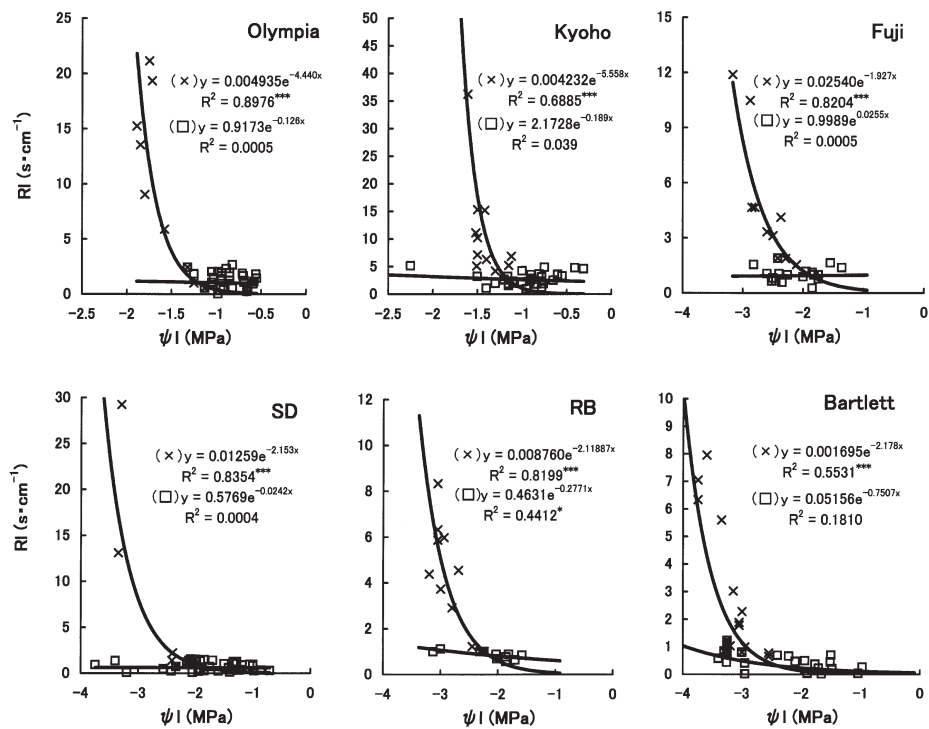


Fig.10 Relations between leaf water potentials (ψ ls) and the mean vapor diffusive resistances (RIs) in the experiment using the potted trees, and the regression curves of the two data groups (□ : the stomata opened, × : the stomata began to close).

によっても補正後浸潤時間はほとんど増大しなかった。 ψ_1 がさらに低下すると補正後浸潤時間が急増するものが多く検出された(第9図)。これは、気孔開閉運動のON-OFFの性格を反映した結果と見なされる。ただし、一部にはその段階でも補正後浸潤時間の増大が極めて緩やかなものもあった(第9図)。そこで、データを補正後浸潤時間の増大が急なグループと緩やかなグループに分け、それぞれの指数回帰曲線を描き、両回帰曲線の交差点の ψ_1 と補正後浸潤時間を読み取った。交差点の ψ_1 には、ブドウ>カキ>リンゴ>オウトウ>セイヨウナシの大小関係が見られた(第9図)。また、交差点の補正後浸潤時間には、ブドウ>カキ>オウトウ>リンゴ>セイヨウナシの大小関係が見られた(第9図)。ところで、各品種における交差点の ψ_1 および補正後浸潤時間の具体的な数値については切葉実験の結果と合体したうえで結果の6.に示した。この理由は、鉢植え樹実験だけではデータ数が限られ、また、測定時期が各品種1時期であったことによる。

4) 鉢植え樹着生葉の ψ_1 と平均的RIの関係

多くの品種において、3)の補正後浸潤時間と同様に、高 ψ_1 の範囲では ψ_1 低下によっても平均的RIはほとんど増大しなかったが、 ψ_1 がさらに低下すると平均的RIが急増するものが多く検出された(第10図)。しかし、一部にはその段階でも平均的RIの増大が極めて緩やかなものもあった(第10図)。そこでデータを平均的RIの増大が急なグループと緩やかなグループに分け、それぞれの指数回帰曲線を描き、両回帰曲線の交差点の ψ_1 と平均的RIを読み取った。交差点の ψ_1 には、ブドウ>カキ>リンゴ>オウトウ>セイヨウナシの大小関係が見られた(第10図)。平均的RIは複数品種において欠測であったので、樹種間の比較はやや困難であったが、交差点の平均的RIの大小関係には、ブドウ \approx カキ>リンゴ \approx オウトウ>セイヨウナシの傾向が見られた(第10図)。各品種の交差点の ψ_1 と平均的RIの具体的な数値については、3)の補正後浸潤時間の場合と同様な理由から、切葉実験の結果を補ったうえで示す(結果の6.を参照)。

5. 切葉の水ストレスが補正後浸潤時間とRIに及ぼす影響

1) 切葉の ψ_1 と補正後浸潤時間の関係

鉢植え樹実験と同様に、2本の指数回帰曲線を描き、両回帰曲線の交差点の ψ_1 と補正後浸潤時間を読み取った。交差点の ψ_1 は、いずれの品種とも鉢植え樹実験結

果に近似しており、その大小関係は鉢植え樹実験結果と同じであった(第11図)。また、交差点の補正後浸潤時間についても上記同様であった(第11図)。鉢植え樹実験に比べて切葉実験では、 ψ_1 が交差点 ψ_1 以下に低下しても補正後浸潤時間が増大しないケースが多かった。

2) 切葉の ψ_1 とRIの関係

4.の5)の鉢植え樹実験結果と同様な散布図を作成し、同様なグループ分けを行った(第12図)。なお、ここで扱ったRIは4.の5)の鉢植え樹実験における平均的RIとはデータの性格が異なった。1)と同様に、鉢植え樹実験に比べて、 ψ_1 が交差点 ψ_1 以下に低下してもRIが増大しないケースが多かった。2本の指数回帰曲線を描き、両回帰曲線の交差点の ψ_1 とRIを読み取った。交差点の ψ_1 は、いずれの品種とも鉢植え樹実験結果に近似しており、その大小関係も似ていた(第12図)。一方、交差点のRIについては、品種により数値レベルが異なる傾向が認められた。切葉実験で初めて調査された‘ラ・フランス’および‘平核無’のRIデータを含め、RIの樹種間の大小関係を比較すると、おおよそ、ブドウ>カキ>オウトウ>リンゴ>セイヨウナシの傾向が見られた(第12図)。

3) 切葉実験結果の特徴

ψ_1 が著しく低下したときの補正後浸潤時間やRIの数値レベルが鉢植え樹実験と切葉実験の間で異なり、後者の方が大抵小さくなった。特に、平均孔面積や孔の面積割合の大きかった樹種(セイヨウナシやオウトウ)において、このことが顕著であり、たとえば、着生葉の補正後浸潤時間が約50s以上までに増大した(第9図)のに対し、切葉では約20s以下であった(第11図)。ただし、両回帰曲線の交差点における補正後浸潤時間については両実験の間に目立った違いは認められなかった。

切葉の水ストレス発生過程は着生葉と大きく異なる。その主な理由は葉柄を通じた水分補給の途絶えである。周知のように気孔の開閉運動は表皮細胞や孔辺細胞の生理的プロセスを介して行われる。着生葉の緩やかな ψ_1 の変化に対応して、その気孔開閉運動は時間的余裕をもって安定的に追従する。鉢植え樹実験ではこの状態の葉を測定していた。一方、切葉では ψ_1 が急速に低下し、気孔の開閉運動はそのスピードについていけない。切葉実験ではこの状態の葉を測定していた。上記「低 ψ_1 時の開孔現象」が顕著な樹種では、切葉材料が早めに壊死・枯死するケースが多かった。

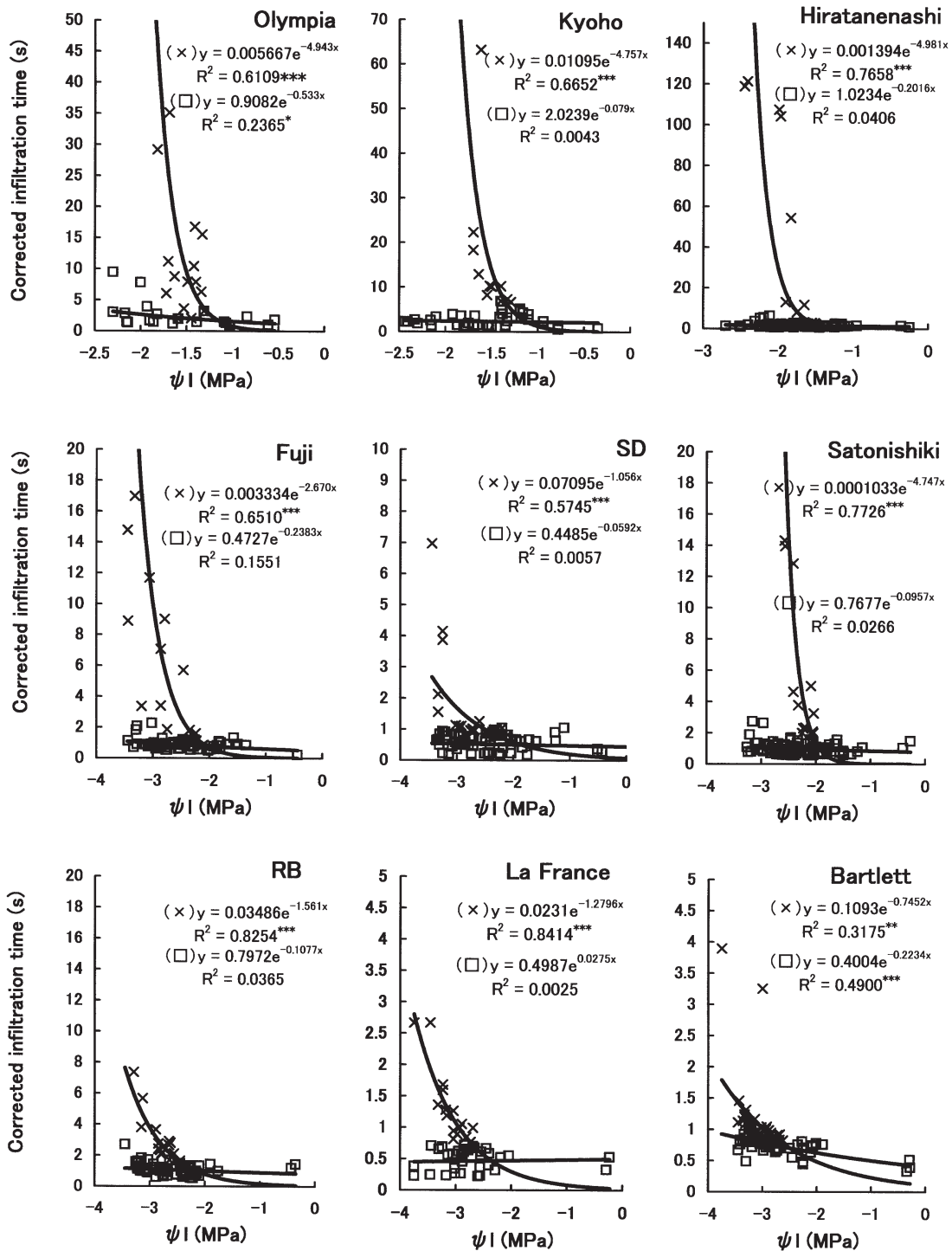


Fig.11 Relations between leaf water potentials (ψ ls) and the corrected infiltration times in the experiment using the detached leaves, and the regression curves of the two data groups (□: the stomata opened, ×: the stomata began to close).

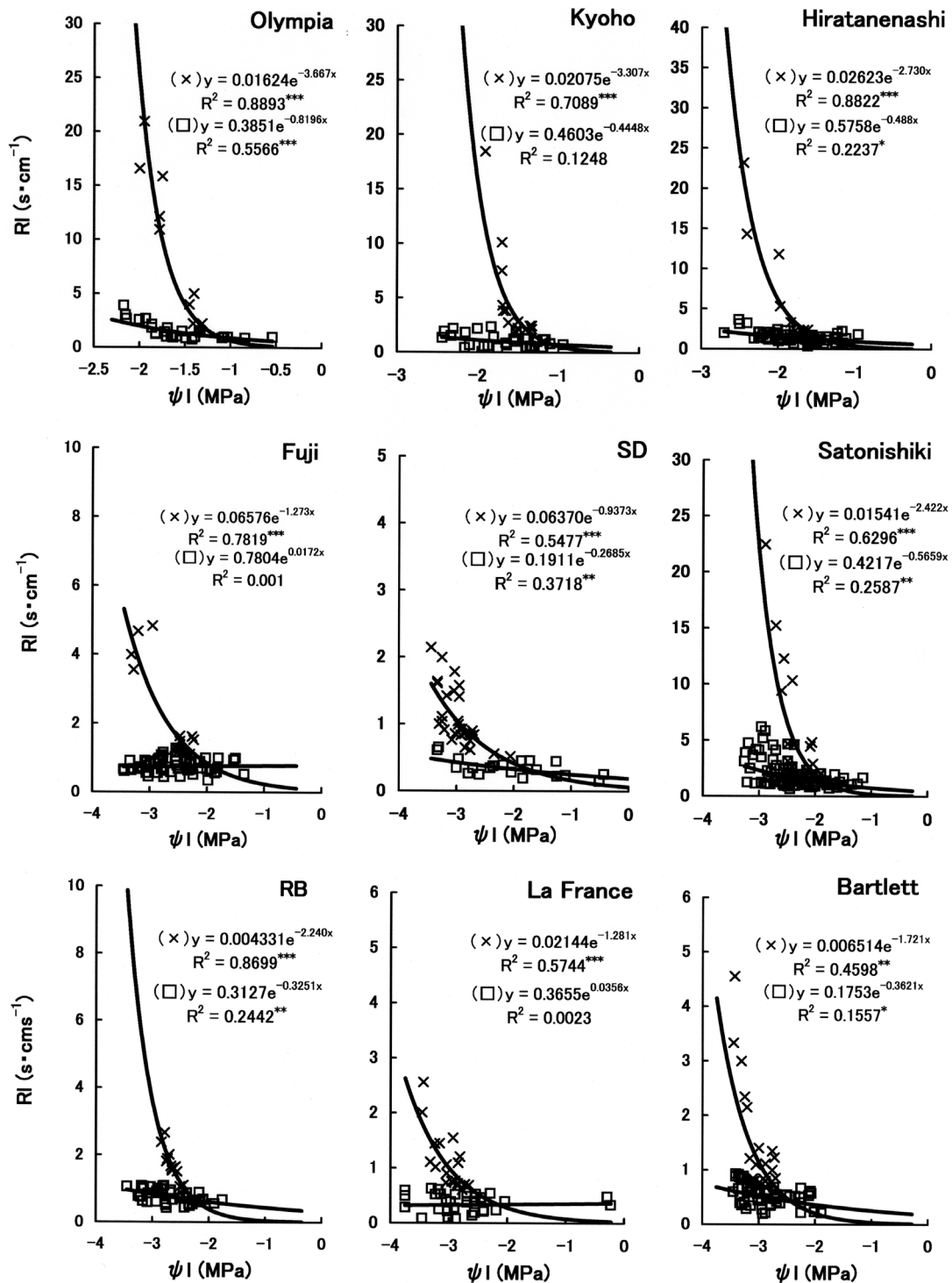


Fig.12 Relations between leaf water potentials (ψ_l s) and the vapor diffusive resistances (RIs) in the experiment using the detached leaves, and the regression curves of the two data groups (□: the stomata opened, ×: the stomata began to close).

6. 浸潤法測定値を指標とした灌水開始時期の判定

数十年に一度発生するような大かんばつの時には樹全体が枯損する場合がある。また、これほどではないものの、著しい葉の脱水は葉肉細胞内酵素活性の低下や葉緑体微細構造の崩壊を通じて葉の代謝機能の低下、葉の枯死、落葉、樹体の生育不良などをもたらす。しかしながら、通常言われる果樹の水管理の目的は、これよりも弱い水ストレスを回避することであり、商業的果実生産を支える炭水化物の生産（葉の光合成作用）の減退を防止することである。従って、灌水開始時期は葉の枯死・落葉が始まる時期とは異なり、気孔の炭酸ガス拡散抵抗が実質的に増大する時期である。気孔の水蒸気拡散抵抗 (RI) は炭酸ガス拡散抵抗に対して厳密な比例関係にあるので、RIを目途に灌水開始時期を判定することは合理的である。よって、本実験結果におけるRIと浸潤時間の間に定量的関係が存在すれば、灌水開始時期の判定指標に浸潤時間を使用できる。

上記の判定作業を進めるに当たって、鉢植え樹実験結果と切葉実験結果の両者から上記判定に必要な範囲（極端な水ストレスを除いた範囲）のデータを抜粋し、 $\psi 1$ とRIの関係を定量化する必要がある。さらに、同じ範囲における浸潤時間とRIの関係を定量化する必要がある。また、これら以外の参考情報入手のためには、 $\psi 1$ と浸潤時間の関係を定量化しておくことが望ましい。必要な範囲に絞った理由は以下のことがあげられる。すなわち、やや大雑把に考えて、光合成作用が減退し始める

直前のRIを基準に、たとえば、その1.5倍、2倍および3倍のRIを想定すれば、光合成作用は、それぞれ、減退し始める直前の3分の2、2分の1および3分の1に減退するものと見なされる。このRIの範囲は両実験で測定したRIの範囲（第10図および第12図）より遙かに狭い。さらに、低 $\psi 1$ 領域ではRIや浸潤時間の測定誤差が比較的大きかったことを考えれば、上記の必要なだけの範囲に絞った方が推定精度の向上に寄与すると見なしたものである。

1) 鉢植え樹実験結果と切葉実験を抜粋合体したときの $\psi 1$ ～浸潤時間および $\psi 1$ ～RIの回帰式

上記の考えから、各品種それぞれ、第10図と第12図におけるRIが急上昇するデータ群（グループ）のうち、RIが急上昇し始める点からその約4倍までのRIデータを抜粋し、 $\psi 1$ ～RIの回帰式を再度計算した（第3表左）。この場合、鉢植え樹実験で欠測となった品種は第12図のみから抜粋した。また、第9図と第11図の補正後浸潤時間が急上昇するグループのうち、上記の $\psi 1$ 範囲に対応した補正後浸潤時間データを抜粋し、 $\psi 1$ ～補正後浸潤時間の回帰式を再度計算した（第3表右）。前述同様に、鉢植え樹実験で欠測となった品種は第11図のみから抜粋した。

第9、10、11および12図の回帰式寄与率に比べ、変域が狭くなったことによる影響を受け、第3表の回帰式寄与率は少し低下したが、式は全て有意であり、ほとんどの品種において高い寄与率が得られた（第3表）。

Table 3 The regression formulas between RIs and $\psi 1$ s (left) and that between the corrected infiltration times and $\psi 1$ s (right), which existed in a range of smaller values of RI or the infiltration time, and were selected from the population data which the detached leaves data were merged with the attached leaves ones.

Cultivars	Regression formulas		n	Regression formulas		n
	x: $\psi 1$ (MPa), y: RI ($s \cdot cm^{-1}$)	R^2		x: $\psi 1$ (MPa), y: Time (s) ^z	R^2	
Olympia	$y = 0.009137e^{-4.039x}$	$R^2 = 0.8857^{***x}$	31	$y = 0.009347e^{-4.634x}$	$R^2 = 0.6175^{***}$	21
Kyoho	$y = 0.001575e^{-5.246x}$	$R^2 = 0.5108^{***}$	37	$y = 0.008709e^{-4.979x}$	$R^2 = 0.6678^{***}$	23
Hiratanenashi	$y = 0.02623e^{-2.730x}$	$R^2 = 0.8822^{***}$	20	$y = 0.1449e^{-1.926x}$	$R^2 = 0.8509^{***}$	8
Fuji	$y = 0.09717e^{-1.064x}$	$R^2 = 0.5243^{***}$	31	$y = 0.005463e^{-2.501x}$	$R^2 = 0.6909^{***}$	29
SD	$y = 0.07557e^{-0.8822x}$	$R^2 = 0.5455^{***}$	28	$y = 0.001362e^{-2.668x}$	$R^2 = 0.3703^{***}$	30
Satonishiki	$y = 0.01541e^{-2.422x}$	$R^2 = 0.6296^{***}$	13	$y = 0.0003205e^{-4.211x}$	$R^2 = 0.8107^{***}$	20
RB	$y = 0.003427e^{-2.377x}$	$R^2 = 0.8504^{***}$	32	$y = 0.0003606e^{-3.483x}$	$R^2 = 0.5571^{***}$	22
La France	$y = 0.02144e^{-1.281x}$	$R^2 = 0.5744^{***}$	19	$y = 0.02309e^{-1.279x}$	$R^2 = 0.8414^{***}$	19
Bartlett	$y = 0.002325e^{-2.070x}$	$R^2 = 0.5555^{***}$	44	$y = 0.0001040e^{-3.114x}$	$R^2 = 0.4790^{***}$	46

^zCorrected infiltration time.

^yCoefficient of determination of regression formula.

^xSignificance, *** (0.1%), ** (1%).

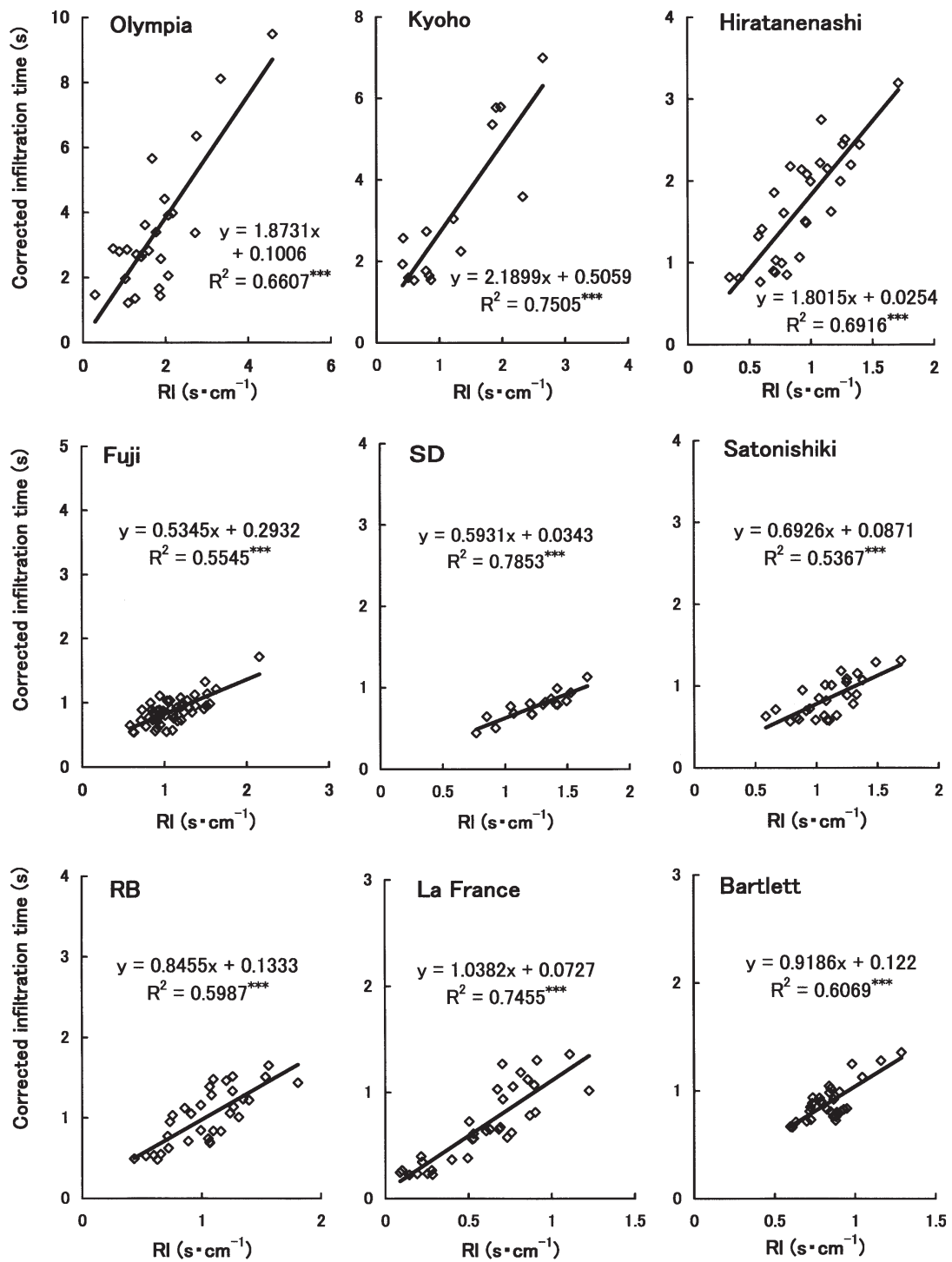


Fig.13 Relations between the vapor diffusive resistances (RIs) and the corrected infiltration times in the experiment using the detached leaves of each cultivar.

2) 切葉の浸潤時間とRIの関係

鉢植え樹実験結果のRIデータは、平均的RIの性格を有していたことから、ここでは、切葉実験に限定し、データの変域は上記1)と同じにして、両者間の散布図を描き、直線回帰式を計算した(第13図)。

全品種において直線回帰式の寄与率は高く、有意であった(第13図)。散布図に現われているデータのばらつきは個葉面積数十 cm^2 の葉の蒸散速度(重量法)測定と直径2~3mmの円形状の浸潤部を用いた1葉1回の測定の違いから生じた誤差、言い換えれば、部分と全体の違いから生じた誤差であり、当然な結果である。したがって、これらの直線回帰式を使う場合には、浸潤時間の測定反復数を多く取ることが肝心であり、たとえば、1葉全体から偏ることなく3~5か所を選び測定するのが良い。

3) 灌水開始時期の判定

第4表は、上記1)と2)の結果を用いて、水管理に参考になる種々の情報、すなわち、屈曲・永久萎れ発生時、気孔開閉運動のON-OFFの切り替え時および光合成作用減退の種々の段階のそれぞれの ψ_1 、補正後浸潤時間およびRIの各値を算出し、まとめて表示したものである。

このうち、屈曲・永久萎れ発生時の ψ_1 は第2表から推定したものである(第4表上)。浸潤時間急上昇時あるいはRI急上昇時の ψ_1 は鉢植え実験と切葉実験のそれぞれにおける2本の回帰曲線が交わった点を注意深く読み取ったものであり、両実験の差は大きくなかった(第4表上)。

屈曲・永久萎れ発生時の ψ_1 、浸潤時間急上昇時(第4表のSRT)の ψ_1 あるいはRI急上昇時(第4表のSRR)の ψ_1 (平均値)を、第3表の補正後浸潤時間推定式あるいはRI推定式に代入することで、それぞれの補正後浸潤時間およびRIを算出した(第4表中)。各品種とも、補正後浸潤時間とRIは、SRTとSRRとも、似通った点で急上昇したことが読み取れた(第4表中)。

本研究の目的は灌水開始時の浸潤時間を明らかにすることである。具体的には、第4表における急上昇開始時のRIの1.5倍、2倍および3倍の値(第4表下)を第13図の直線回帰式に代入することで、光合成作用が、それぞれ、3分の2、2分の1および3分の1に減退するときの補正後浸潤時間を推定計算したものである(第4表下)。たとえば、光合成作用2分の1の減退を回避するた

めには、'オリンピック'、'巨峰'、'平核無'、'ふじ'、'SD'、'佐藤錦'、'高砂'、'ラ・フランス'および'バートレット'の順に、補正後浸潤時間が、それぞれ、4.03s、4.29s、4.13s、1.08s、0.45s、1.74s、1.20s、0.77sおよび0.74sのときに灌水すれば良いことになる(第4表、ただし、端数切り上げ)。

4) 浸潤時間が短すぎる場合の対策

リンゴとセイヨウナシの灌水開始時指標としての補正後浸潤時間は1s以下であった(第4表下)。また、オウトウもこれに続き小さかった。上記樹種の孔の面積割合や平均孔面積が大きく(第1表)、これらの樹種にとってはケロシン液の浸潤が速すぎたためである。浸潤法と言えども、読み取る浸潤時間がこれほど短いと扱いにくい。そこで、ケロシン単一液と並行して行った流動パラフィン単一液の浸潤法実験(材料および方法の2.を参照)からの浸潤時間データを比較し、この場合の対策を検討した。両液を同時に用いた実験は'バートレット'、'ラ・フランス'および'SD'に限定されたが、種々の気孔開度をもつ葉における円形シール近くで、最初に流動パラフィンを付け、引き続き、少し場所を変えてケロシン液を付け、2個のストップウォッチで計測したものであった。両液浸潤時間の散布図(第14図)には高い相関($r=0.9131$)が認められ、各品種ともほぼ似た直線回帰式が得られた。散布図に見られたデータのばらつきは両液付着部位を全く同じにすることができなかったことによるもので、測定反復数を増やすことで減少すると見なされた。浸潤液に流動パラフィンを使う場合、第14図の直線回帰式を用いて第4表に記したケロシン液

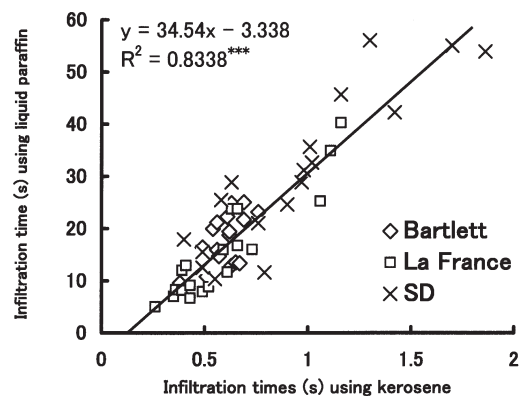


Fig.14 Relations between the corrected infiltration times using kerosene and that using liquid paraffin in the three cultivars.

Table 4 Ψ Is at the III stage shown Table 2 (leaf curl and permanent wilting), at suddenly rise of the corrected infiltration time (SRT), and at suddenly rise of RI (SRR) were shown in the upper part. The corrected infiltration times or RIs at the III stage, at SRT and at SRR were shown in the middle part. The estimated RIs or the corrected infiltration times at the three degrees of photosynthesis were shown in the lower part.

Items	Olympia	Kyoho	Hiratanenashi	Fuji	SD	Satonishiki	RB	La France	Bartlett
ψ I(MPa) at III stage	-2.25	-1.95	-2.85	-3.45	-3.15	-3.15	-3.15	ND ^z	-3.45
ψ I(MPa) at SRT ① Attached leaves ^y	-1.30	-1.18	-1.38	-1.89	-1.76	ND	-2.23	ND	-2.55
ψ I(MPa) at SRT ② Detached leaves ^x	-1.16	-1.13	-1.38	-2.05	-1.89	-1.92	-2.15	-2.36	-2.51
Mean ((①+②)/2)	-1.23	-1.15	-1.38	-1.97	-1.83	-1.92	-2.19	-2.36	-2.53
ψ I(MPa) at SRR ③ Attached leaves	-1.22	-1.31	ND	-1.88	-1.81	ND	-2.16	ND	-2.39
ψ I(MPa) at SRR ④ Detached leaves	-1.13	-1.10	-1.38	-1.92	-1.65	-1.80	-2.23	-2.15	-2.42
Mean ((③+④)/2)	-1.17	-1.20	-1.38	-1.90	-1.73	-1.80	-2.20	-2.15	-2.41
Time ^w (s) at III stage	315.15	143.40	35.07	30.38	6.08	184.75	20.98	1.90	4.82
Time \S at SRT ⑤	2.77	2.68	2.06	0.75	0.18	1.04	0.74	0.47	0.27
Time \S at SRR ⑥	2.16	3.47	2.07	0.63	0.14	0.62	0.75	0.36	0.19
Mean ((⑤+⑥)/2)	2.46	3.08	2.07	0.69	0.16	0.83	0.75	0.42	0.23
RI (s·cm ⁻¹) at III stage	80.83	43.65	63.02	3.82	1.22	31.71	6.12	1.78	2.94
RI (s·cm ⁻¹) at SRT ⑦	1.30	0.66	1.14	0.79	0.38	1.62	0.63	0.44	0.44
RI (s·cm ⁻¹) at SRR ⑧	1.05	0.86	1.14	0.73	0.35	1.19	0.63	0.34	0.34
Mean ((⑦+⑧)/2)	1.18	0.76	1.14	0.76	0.36	1.40	0.63	0.39	0.39
RI (s·cm ⁻¹) at 1/3 of photosynthesis ^v (=⑧×3)	3.15	2.59	3.42	2.20	1.04	3.58	1.90	1.01	1.02
RI (s·cm ⁻¹) at 1/2 of photosynthesis (=⑧×2)	2.10	1.73	2.28	1.47	0.70	2.39	1.26	0.67	0.68
RI (s·cm ⁻¹) at 2/3 of photosynthesis (=⑧×1.5)	1.57	1.30	1.71	1.10	0.52	1.79	0.95	0.50	0.51
Time ^u (s) at 1/3 of photosynthesis	6.00	6.19	6.18	1.47	0.65	2.57	1.74	1.12	1.05
Time (s) at 1/2 of photosynthesis	4.03	4.29	4.13	1.08	0.45	1.74	1.20	0.77	0.74
Time (s) at 2/3 of photosynthesis	3.05	3.35	3.10	0.88	0.34	1.33	0.94	0.59	0.59

^zNot determined.

^yExperiments using the potted trees.

^xExperiments using the detached leaves.

^wCorrected infiltration time.

^vPhotosynthesis at SRR.

^uCalculated using the RIs values described above and the formulas shown in Fig.13.

補正後浸潤時間を修正すれば良い。ただし、本実験では、流動パラフィンを使用するときの温度の違いに由来する測定誤差の補正係数についてはまだ入手されていないことを断わっておく。

他の液体を試みる際のデータ入手方法はさほど難しくなく、最初に、温度のちがいに由来する測定誤差の補正係数（パラメータ）を入手する。降雨後の晴天日（気孔が良く開くとき）に限定し、気温変化の大きい時間帯にわたり、気温測定とともに、着生葉を対象にその液体を用いた浸潤法実験を繰り返し、27℃を基準温度として3. に記した計算を行えば良い。次に、気孔開度が様々な異なる条件（明暗の違い、乾燥条件の違いなど）のもとで、着生葉にケロシンと他の液体を用いた並行実験を繰り返し、第14図と同様な直線回帰式を求めれば良い。この場合の浸潤時間については、先に得られた温度のちがいで由来の補正係数により補正しておく。最終的に、第4表に記したケロシン液補正後浸潤時間の数値を新たに入手した直線回帰式を用いて単純に修正し、この場合の灌水開始時の指標にすれば良い。

考 察

1. 各実験における誤差および浸潤時間測定における誤差要因

画像処理解析法による気孔開度測定実験においては、画像面積は浸潤法測定対象面積の約500分の1の大きさであった。この両計測面積の大きな違いが、第7図に現われたばらつきの原因であると考えられる。従って、CCDカメラにより浸潤法の測定部付近について数カ所の撮影画像を入手すれば、もっと高い寄与率を得ることができる。

鉢植え樹実験では以下のような原因による異常値が含まれたものと考えられる。隔日灌水処理区の樹のように、極度の乾燥ストレスを経験することでいったん閉じた気孔は再度灌水されても直ちには開かない現象、いわゆる気孔のAfter Effect (Meidner・Mansfield, 1968) により、 ψ_1 が高くて浸潤時間が減少しなかったことが考えられる。9月の実験のように葉齢が高くなると、気孔開閉運動が鈍く、 ψ_1 の変動に俊敏に対応せず、気孔が開いたままの葉や閉じたままの葉が多くなり（気孔開閉運動の鈍化）、結果的に、 ψ_1 の変化と浸潤時間との関係が不明瞭になり易いことが考えられる。葉内の部分的な萎れや脱水はその部分の葉肉組織の壊死、微細亀裂などの

表面損傷をもたらすかもしれない。このほか害虫の食害部分も同様であろう。ケロシンがこの部分からも浸入し、浸潤時間の過小評価をもたらすことが考えられる。鉢植え樹実験には上記の誤差が含まれたものと考えられる。切葉実験に特有な誤差として、結果の5. に記した「低 ψ_1 時の開孔現象」の問題がある。

1枚の葉であっても気孔の状態は一様でない。よって、浸潤時間の測定値は個葉の一部（たいてい1%以下）の情報でしかない。一方、 ψ_1 の値あるいは重量法によるRIの値は1葉全体の測定結果である。よって、本実験のように1葉当たりの浸潤時間測定カ所が少ない場合（鉢植え樹実験では3カ所、切葉実験では1カ所）、誤差が大きく現われたものと考えられる。実際に浸潤法を使用する際、複数枚の葉を用いて複数カ所を測定し、その平均値から判断する必要がある。また、この反復測定に要する時間労力は大きくない。

温度と液体の粘性係数の関係はよく知られ、凝固点付近で粘性係数は非常に大きく、また変化速度は急であるが、温度上昇とともに変化速度はゆるやかになり、沸点付近の粘性係数は最小になる。浸潤時間は、液体粘性係数のほかに、気孔装置の内部構造、とりわけ、外部からは見えない孔のthroat（のど）部分の広さや葉表皮クチクラと液体間の表面張力などで変動する (Barrs, 1968)。よって、浸潤時間と温度の関係は本報のように実験的に求める必要がある。これまでの浸潤法に関する文献中、測定時温度の影響について注意を喚起する旨の記述をよく見かけるものの (Barrs, 1968)、その具体的補正法は見当たらない。混合液体シリーズへの浸潤の可否だけで判定する場合には、温度の違いに由来する誤差を補正することは困難に思える。本報で提起した補正方法は浸潤時間を扱ったが故に可能であったとも考えられる。また、この補正方法は簡易なことから栽培現場で使用できるものと考えられる。

2. 気孔反応測定における浸潤法の評価

作物水ストレスに対する気孔反応に関する研究報告は以前から極めて多い。この場合の水ストレスの尺度として、土壌や植物体の水ポテンシャル、茎の収縮、良く灌水された対照区に対する水不足処理区の蒸発散量の割合などが用いられている。また、気孔反応の尺度として、気孔拡散抵抗、あるいはその逆数である気孔コンダクタンス、茎熱収支法によるsap flowを用いた蒸散速度や

光合成速度がしばしば用いられている。果樹を用いたこの方面の最近の研究例としては、たとえば、アンズの茎径変化, sap flow, 気孔コンダクタンスなど (Nicolas ら, 2004), リンゴの蒸散速度と幹径変化 (Krzysztof・Waldemar, 2002), ブルーベリーの茎の水ポテンシャル, 蒸散速度, 炭素交換など (Glass ら, 2003), オリーブの ψ_l , 気孔コンダクタンス, 光合成速度など (Giorio ら, 1999), モモの木部水ポテンシャルと気孔コンダクタンス (Ameglio ら, 1998), カンキツの土壌水ポテンシャル, ψ_l , sap flow など (Cohen ら, 1983), モモの土壌水分不足と蒸発散量 (Girona ら, 2002) などがある。果樹の樹種間比較の研究例として、本実験に用いた樹種と同じリンゴ, セイヨウナシおよびオウトウの気孔コンダクタンスと ψ_l の関係が報告されているが (Yoon・Richter, 1991), この場合の水ストレスは比較的弱い時の調査であった。ただし、上記を始めとする研究報告の中では気孔反応の尺度として浸潤法測定値を用いた報告は多くない。

気孔開度の測定方法は顕微鏡法, 拡散抵抗計法, 浸潤法およびその他の間接的方法に大別されるが、これらの特徴として以下の点があげられる。

気孔開度の顕微鏡による測定方法には、着生葉の気孔の開度を直接顕微鏡で検鏡することが極めてむずかしいため、スンプ法などによって気孔の鑄型をとり、顕微鏡で観察する方法がある。顕微鏡さえあれば手軽に測定することができるが、同一の試料について連続的に測定できないなどの欠点がある。本実験に使用した CCD カメラ画像を画像解析処理に組み合わせる方法は気孔開度測定法としては独自の方法であり、連続観察・測定が可能であると考えられる。

現在最も広く用いられている方法の一つに拡散抵抗計による方法がある。これは気孔開度を拡散抵抗という数値により表現する。カップ内部の相対湿度をある既定値以下にしてから葉の一部を素早くカップで挟み、蒸散によるカップ内相対湿度の上昇速度から水蒸気拡散抵抗を計算するもので、高価な精密機器、厳格な検定が不可欠、散乱光下の測定に限定、自然環境とは異なるなどの特徴がある。また、浸潤法の検定手段に用いられたこともある (石原, 1981)。しかし、一定の大きさの葉部位を用い、カップ内湿度調節に時間を要するので、本実験の CCD カメラのように測定部位と時刻を浸潤法測定のそれに接近させて測定できない。

浸潤法には粘性係数の異なる一連の液を次々に葉表面にたらし、どの粘性係数の液から気孔を通して浸潤し始めるかを見つける方法がある。1例として、粘性係数の小さいイソブチルアルコールと粘性係数の大きいエチレングリコールの配合割合を変えて、粘性係数の異なるシリーズ液を作り、浸潤の有無で気孔の開度の段階付けを行うもので、同一試料について連続的に測定することはできない。

上記方法の多くはフィールド計測に対応したものと言えるが、使用者が試験研究機関や一部篤農家に限定される。個々の果樹農家にとって高価な精密機器の具備は非現実的である。比較的簡単な浸潤法と言えども混合浸潤液の調整や保存を考えると普及し難い。

ケロシンと流動パラフィンの混合液を用いた浸潤法は Fuehring ら (1966) により始められ、ジャガイモ, トウモロコシ, テンサイ, ケナフ, ヒマワリ, タバコ, ジュート, ソルガム, ダイズなどの畑作物で有用であることが報告された。しかし、蒸発しやすいケロシンの混合液は貯蔵中に濃度変化が起き、調整に手間取る。

ケロシン単一液法は上記より古くから採用され、バナナ (Shmueli, 1953) やカンキツ (Oppenheimer・Elze, 1941) でその有効性が報告されている。ケロシンは、言わば灯油の純度を高めたもので、時間が経過しても調整が不要であり、低廉である (500ml 数百円程度)。また、使用量は僅かである。本実験で用いたケロシン単一液法には、ケロシン以外に、綿棒, ストップウォッチ, 温度計 (気温用) および電卓を必要とするが、これらはいずれも個々の果樹農家が具備できるものである。従って、ケロシン単一液あるいは流動パラフィンなどの他の単一液による浸潤法は、果樹の水管理の手段として生産現場に用いることができるだろう。

3. 果樹の水ストレスと浸潤時間の関係, および浸潤時間を用いた灌水開始時期の判定

本実験結果から、水ストレス下にある葉の気孔開閉運動の ON-OFF 的特徴として、 ψ_l がある程度低下するまでは浸潤時間あるいは RI は小さく維持するが、 ψ_l がさらに低下するとこれらが急増する傾向が推察された。ブドウでは ψ_l が約 -1.2MPa , カキでは約 -1.4MPa , オウトウでは約 $-1.8 \sim -2\text{MPa}$, リンゴでは約 $-1.7 \sim -1.9\text{MPa}$ およびセイヨウナシでは約 $-2.1 \sim -2.5\text{MPa}$ で気孔が急速に閉じ始めた。オリーブで ψ_l が -1MPa

のときと比べて、 -3.5MPa に低下すると気孔コンダクタンスが約5分の1に低下したこと（Giorioら, 1999）、モモでは木部水ポテンシャルが -2MPa 以下に低下すると気孔コンダクタンスが40%まで低下したこと（Ameglioら, 1997）などが報告されている。

果樹における灌水方法の研究例は多いが、最近においても、オリーブにおける日々の茎径変動から灌水計画を立てるための調査（Michelakis, 1997）、乾燥地グレープフルーツにおける灌水間隔の研究（Goell and Cohen, 1989）、カンキツへの灌水量節約を目的とした灌水タイミングの研究（Huttonら, 2007）、アーモンドにおける灌水開始の指標としての蒸発散量の研究（Goldhammerら, 2006）などが報告されており、その内容は多岐にわたっている。しかし、浸潤法などの気孔開度を指標として果樹生産現場で水管理が行われている事例はほとんど無い。その理由は、水管理技術が現時点で、土壤水分、間断日数、目視、植物体水分、拡散抵抗などの多くの情報入手手段と関連知識を扱うことのできる試験研究のレベルにとどまり、果樹農家に対応する簡易な技術にまでは到達していないことが考えられる。

本実験の結果、葉の目視や間断日数とともに、果樹農家が入手可能な単一液法による浸潤時間を灌水開始時期の判断に使用できるものと考えられる。第4表の指標はその場合の参考例（ガイドライン）として役立つだろう。今後、多くの栽培現場で、これを用いた水管理が実践される中で、各品種に対応した指標として検証かつ改良されることを期待したい。

摘 要

果樹の水ストレスおよび灌水開始時期の判定手段として浸潤法を取り上げ、数種落葉果樹（5樹種9品種）を対象に以下の実験を行った。栽培現場で簡易に使用できる浸潤法として、ケロシン単一液法を考案し、その浸潤時間と画像処理解析法で測定された気孔開度を比較したところ、両者間に密接な量的関係が見出された。切葉を用いて浸潤法測定時の気温と浸潤時間の関係を調査し、気温の違いからもたらされる測定誤差の補正方法を考案した。鉢植え樹と切葉の両者に水ストレスを与え、浸潤時間や水蒸気拡散抵抗（RI）の変化を調査したところ、RIが急上昇し始める葉の水ポテンシャル（ ψ_l ）はブドウで約 -1.2MPa 、カキで約 -1.4MPa 、オウトウで約 $-1.8\sim-2\text{MPa}$ 、リングゴで約 $-1.7\sim-1.9\text{MPa}$ およびセイヨ

ウナシで約 $-2.1\sim-2.5\text{MPa}$ であった。 ψ_l 、RIおよび補正後浸潤時間の3者の関係から、光合成作用が種々の程度に減退する時の浸潤時間を推定し、これらを灌水開始時期の指標として提案した。ケロシン液で浸潤時間が短すぎる樹種については流動パラフィンで代用する場合の上記指標（浸潤時間）の拡大係数を明らかにした。

引用文献

- Alvim, P. deT. and J. R. Havis. 1954. An improved infiltration series for studying stomatal opening as illustrated with coffee. *Plant Physiol.* 29: 97-98.
- Ameglio, T., H. Cochard, C. Picon and M. Cohen. 1998. Water relations and hydraulic architecture of peach trees under drought conditions. *Acta Horticulturae.* 465: 355-361.
- Barrs, H. D. 1968. Determination of water deficits in plant tissues. In *Water Deficits and Plant Growth Vol. 1* (Ed. T. T. Kozlowski). p. 237-368. Academic Press. New York and London.
- Cohen, Y., M. Fuchs and S. Cohen. 1983. Resistance to water uptake in a mature citrus trees. *J. Exp. Bot.* 34: 451-460.
- Cross, J. V., P. J. Walklate, R. A. Murray and G. M. Richardson. 2003. Spray deposits and losses in different sized apple trees from an axial fan orchard sprayer: Effects of spray liquid flow rate. *Crop Protection* 22: 381-394.
- Fuehring, H. D., A. Mazaheri, M. Bybordi and A. K. S. Khan. 1966. Effect of soil moisture depletion on crop yield and stomatal infiltration. *Agron. J.* 58: 195-203.
- Giorio, P., G. Sorrentino and R. d' Andria. 1999. Stomatal behavior, leaf water status and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit. *Environ. Exp. Bot.* 42: 95-104.
- Girona, J., M. Mata, E. Fereres, D. A. Goldhamer and M. Cohen. 2002. Evapotranspiration and soil water dynamics of peach trees under water deficits. *Agr. Water Manage.* 54: 107-122.
- Glass, V. M., D. C. Percival and J. T. A. Procter. 2003. Influence of decreasing soil moisture on stem water potential, transpiration rate and carbon

- exchange rate of the lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.) in a controlled environment. *J. Hort. Sci. & Biotech.* 78 : 359-364.
- Goell, A. and A. Cohen. 1989. Analysis of fruit growth in grapefruit as affected by irrigation intervals. *Sci. Hortic.* 39 : 223-233.
- Goldhammer, D. A., M. Viveros and M. Salinas. 2006. Regulated deficit irrigation in almonds : effects of variations in applied water and stress timing on yield and yield components. *Irrig. Sci.* 24 : 114.
- Hutton, R. J., J. J. Landsberg and B. G. Sutton. 2007. Timing irrigation to suit citrus phenology : a means of reducing water use without compromising fruit yield and quality?. *Aust. J. Exp. Agr.* 47 : 71-80.
- 石原 邦. 1981. 気孔開度の測定法. 加藤 栄・宮地重遠・村田吉男編. 光合成研究法. 共立出版. 東京. p. 333-339.
- 小林 章. 1975. 果樹環境論. 養賢堂. 東京.
- Krzysztof, K. and T. Waldemar. 2002. Influence of a rootstock on transpiration rate and changes in diameter of young apricot tree leader growing under different soil water regimes. *J. Fruit & Ornamental Plant Res.* 10 : 31-39.
- Meidner H. and T. A. Mansfield. 1968. *Physiology of stomata.* McGraw-Hill. Berkshire.
- Michelaskis, N. 1997. Daily stem radius variations as indicators to optimize olive irrigation scheduling. *Acta Horticulturae.* 449 : 297-304.
- Nicolas, E., A. Torrecillas, J. D. Amico and J. J. Alarcon. 2005. Sap flow, gas exchange, and hydraulic conductance of young apricot trees growing under a shading net and different water supplies. *J. Plant Physiol.* 162 : 439-447.
- Oppenheimer, H. R. and D. L. Elze. 1941. Irrigation of citrus trees according to physiological indicator. *Palestine J. Botany Rehovot Ser.* 4 : 20-27.
- 杉浦 明. 2004. 農学基礎セミナー新版 果樹栽培の基礎. 農山漁村文化協会. 東京.
- 杉浦俊彦・横沢正幸. 2004. 年平均気温の変動から推定したリングおよびウンシュウミカンの栽培環境に対する地球温暖化の影響. *園学雑.* 73 : 72-78.
- Shmueli, E. 1953. *Irrigation studies in Jordan Valley.* I. Physiological activity of the banana in relation to soil moisture. *Bull. Res. Council. Israel, Sect. D3 :* 228-241.
- 東京天文台. 1974. 理科年表. 丸善.
- 坪井八十二. 1974. 新編農業気象ハンドブック. 養賢堂. 東京.
- Yoon, T. M. and H. Richter. 1991. Stomatal conductance and leaf-water parameters of apple, pear, sweet cherry, and plum in an orchard. *Gartenbau-wissenschaft.* 56 : 75-81.